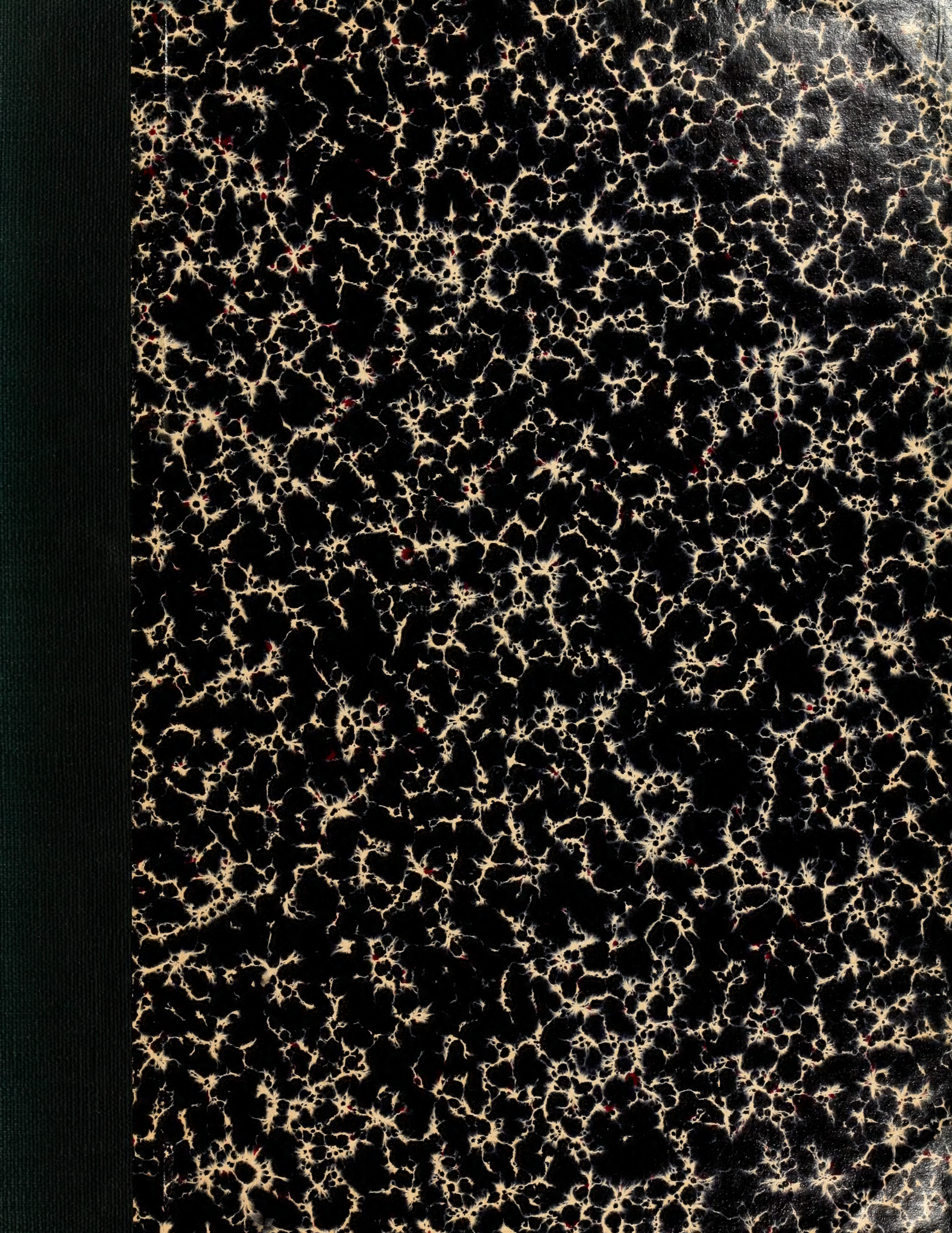
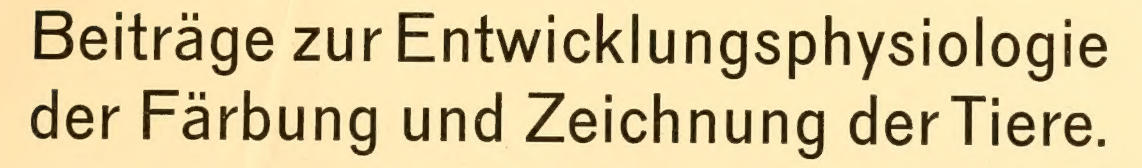


Abhandlungen
der Heidelberger Akademie der Wissenschaften
Stiftung Heinrich Lanz
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse
7. Abhandlung



Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere.

I. Der Einfluß gelber, weißer und schwarzer Umgebung auf die Zeichnung von Salamandra maculosa

von

KURT HERBST
auswärtigem Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Biologie

Mit 5 Tafeln

Eingegangen am 11. Januar 1919

Vorgelegt von O. BÜTSCHLI



Heidelberg 1919
Carl Winters Universitätsbuchhandlung

Verlags-Nr. 1464.

Inhaltsübersicht.



Einleitung.

In den letzten Jahren vor dem Kriege erregten bekanntlich die Arbeiten PAUL KAMMERERS über „Das Farbkleid des Feuersalamanders in seiner Abhängigkeit von der Umwelt"[1] weit über den Kreis der Biologen hinaus außerordentliches Aufsehen. Und mit Recht; denn würden alle die Resultate richtig sein, die KAMMERER in seiner großen Arbeit von 1913 mitteilt, so würde die letztere unumstritten zu den bedeutendsten Schriften gehören, die auf dem Gebiete der experimentellen Biologie jemals veröffentlicht worden sind. Berichtet er doch, um nur die Hauptresultate dem Leser ins Gedächtnis zurückzurufen, daß ihm die Feststellung folgender wichtiger Tatsachen gelungen sei: Werden junge gelbgefleckte Feuersalamander auf gelber Lehmerde gezogen, so werden dieselben durch Zunahme des Gelb und Abnahme des Schwarz in einigen Jahren in extrem gelbe Individuen verwandelt, während umgekehrt auf schwarzer Gartenerde extrem schwarze Exemplare gezüchtet werden konnten. Die Wirkung dieser beiden Erdsorten konnte weiter mit Hilfe farbiger Papiere in die Wirkung zweier Faktoren zerlegt werden, in die der Farbe und die des Feuchtigkeitsgrades. „Reaktion des gelben Papieres plus Feuchtigkeit gibt die Reaktion der Lehmerde; Reaktion des schwarzen Papieres plus Trockenheit gibt die der Gartenerde." Noch wichtiger als diese interessanten Angaben ist der weitere Befund KAMMERERS, daß sich diese Veränderungen auf die Nachkommen übertragen, auch wenn dieselben auf neutralem oder gar entgegengesetzt wirksamem Boden großgezogen werden. Ferner ergaben Bastardierungsversuche zwischen künstlich gezüchteten gestreiften Tieren und der unregelmäßig gefleckten Naturrasse, der *var. typica*, in der ersten Generation Zwischenformen und in den folgenden keine Spaltung nach der MENDELschen Regel, sondern ein allmähliches Abklingen der regelmäßigen Zeichnung. Paarte KAMMERER dagegen ein Exemplar der gestreiften Naturrasse, das genau so aussah wie das zum ersten Versuch verwandte Tier der eben gezüchteten gestreiften Kunstrasse, mit einem Vertreter der unregelmäßig gefleckten Naturrasse, so bestand die erste Generation ausschließlich aus unregelmäßig gestreiften Tieren, die dann nach Kreuzung unter sich in der zweiten Generation unregelmäßig gefleckte und gestreifte Salamander im Verhältnis 3:1 lieferten. Unregelmäßige Fleckung erwies sich also bei diesen Versuchen als dominant über regelmäßige Streifung, die rezessiv war. Aus dem Gegensatz der beiden Versuchsreihen schließt KAMMERER, daß sich in bezug auf die Vererbung neuerworbene Charaktere anders verhalten als alte. So wäre in der Bastardierung ein Mittel gegeben, um erstere von letzteren unterscheiden zu können. Ein anderes Mittel zu demselben Zweck will KAMMERER in der Ovarientransplantation gefunden haben. Wird nämlich der Eierstock eines unregelmäßig gefleckten Weibchens übertragen in die Leibeshöhle eines gestreiften Weibchens, so übt das Soma

[1] Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36, 1913, S. 5.

des letzteren einen umstimmenden Einfluß auf das implantierte Ovarium aus, wenn das gestreifte Weibchen der gezüchteten Kunstrasse angehört. Dieser umstimmende Einfluß unterbleibt aber, wenn die neue Trägerin des „gefleckten" Ovariums ein Tier der gestreiften Naturrasse ist, das regelmäßig Gestreiftsein also eine alte Eigenschaft repräsentiert.

Voraussetzung für die Richtigkeit dieser bedeutsamen Mitteilungen ist natürlich, daß sich das Farbenkleid des Salamanders überhaupt durch die Farbe der Umgebung beeinflussen läßt. Davon ist nun zwar KAMMERER felsenfest überzeugt, aber nicht seine Gegner BOULENGER[1], WERNER[2] und MEGUŠAR[3]. Die ersteren beiden Forscher berufen sich darauf, daß die Befunde in der Natur gar nicht mit den KAMMERERschen Resultaten übereinstimmen, insofern man an demselben Fundort sehr gelbe und sehr schwarze und an verschiedenen Fundorten recht ähnlich gefärbte Salamander finden kann. Ich gebe aber in bezug auf diese Einwände KAMMERER Recht, der die Beweiskraft der Naturbefunde gegen seine Resultate nicht anerkennt; weiß man doch über die Lebensgeschichte der beieinander gefundenen Salamander gar nichts. Dieselbe kann für die einzelnen Tiere, wenn sie auch ihre Entwicklung nahe beieinander durchmachten, doch sehr verschieden gewesen sein. Aber selbst wenn die Lebensbedingungen für alle Individuen jahrelang ganz gleich gewesen wären, brauchten letztere schließlich doch nicht einander ähnlich geworden sein, nämlich dann nicht, wenn Bodenfarbe und Feuchtigkeitsgrad für die Ausbildung von Gelb und Schwarz neutral gewesen wären oder einander entgegengearbeitet hätten, denn in einem solchen Falle würden die in den einzelnen Tieren verschiedenen Vererbungsfaktoren das Farbenkleid allein bestimmt haben. Nur dann, wenn die auf die Färbung und Zeichnung wirkenden äußeren Agentien jahrelang auf alle Tiere ganz gleichmäßig einwirken, müßten nach KAMMERER auch in der Natur alle Individuen an einem Standort einander ähnlich werden. Die Realisierung eines solchen Falles ist aber kaum zu erwarten. So können gegen KAMMERER nur exakte und eindeutig angestellte Versuche mit genauer Herausschälung der einzelnen wirksamen Faktoren ins Feld geführt werden. Viel bedenklicher als die Einwände von BOULENGER und WERNER sind deshalb diejenigen von MEGUŠAR, der auf Grund eigener Versuche und auf Grund der anschaulichen Kenntnis der Experimente KAMMERERS zu folgender ganz erstaunlicher Aussage gelangt: „Vorgänge, von welchen uns KAMMERER berichtet, konnte ich weder in seinen Versuchen noch in meinen eigenen feststellen, obwohl ich seine äußerst unexakt geführten Versuche durch nahezu zehn Jahre in Evidenz hielt, indem ich die Laboranten bei der Bedienung seiner Experimente kontrollierte und dieselben durch einige Jahre hindurch persönlich betreute."

Es wäre mir nicht eingefallen, mich in diesen unerquicklichen Streit einzumischen, wenn ich nicht durch andere Experimente, welche ich in diesen Kriegsjahren begonnen habe und über die ich später berichten werde, dazu gezwungen worden wäre. Ich hatte mir nämlich zur Aufgabe gemacht, zu untersuchen, inwieweit äußere Faktoren für die verschiedene Ausbildung der Rücken- und Bauchseite der Tiere verantwortlich zu machen sind. Zu diesem Zwecke hatte ich auch Salamander vom Larvenstadium an von unten beleuchtet. Dazu gehörten Kontrollzuchten, die in schwarzgestrichenen, von oben be-

[1] Proc. zool. Soc. London. 1911, S. 323ff.

[2] Biol. Centralblatt Bd. 35, 1915, S. 176.

[3] Verh. d. Gesell. d. Naturforscher u. Ärzte (85. Vers. zu Wien), 1913. 2. Teil, 1. Hälfte, S. 717.

leuchteten Gefäßen gehalten wurden. Für die Larven benutzte ich außen schwarz anlackierte Glaswannen, für die verwandelten Salamander flache schwarze Papiermaché-schalen, wie sie für photographische Zwecke gebraucht werden. Für die nötige Feuchtigkeit sorgte eine dünne Wasserschicht am Boden, welche bei etwas schrägem Stand einen Teil des Bodens trocken ließ. Wannen und Schalen waren mit Glasplatten zugedeckt. Ich beobachtete nun an den Salamandern in schwarzer Umgebung Veränderungen, die mir eine Bestätigung der Kammererschen Resultate zu sein schienen. Da aber bei diesen Versuchen Kontrollkulturen mit andersfarbiger Umgebung fehlten, so wurde ich gezwungen, solche bei neuen Versuchen mit anzusetzen. Ich will nun zunächst die Entwicklung des Farbenkleides jener Salamander in schwarzen Papiermachéschalen schildern, die mich veranlaßten, das Problem in größerem Maßstabe in Angriff zu nehmen.

1. Die Versuche mit schwarzer Umgebung.

Die Tiere, welche zunächst beschrieben werden sollen, stammen aus den Kontrollen zu einem Beleuchtungsversuch von unten, der am 10. V. 1915 mit Larvenmaterial angestellt worden war, das in einem kleinen Gebirgsbache in der Nähe des Kümmelbacher Hofes bei Heidelberg gefangen wurde. Die Tiere verwandelten sich im Spätsommer und Herbst und wurden dann in schwarzen, von oben beleuchteten Schalen weitergezüchtet. Im Frühjahr des folgenden Jahres stellten sich an ihnen Veränderungen ein, die eine Reduktion des Gelb erkennen ließen und im Sommer noch deutlicher wurden. Das Exemplar, welches in Fig. **1a** dargestellt ist und am 3. VII. 1916 gezeichnet wurde, zeigt dieselben aufs schönste. Man sieht am Rumpfe zwei kleinere gelbe Flecke der linken Seite mit einem längeren der rechten durch zwei schmale Brücken verbunden, von denen die vordere schon ganz und die hintere an einer kleinen Stelle von Melanin durchsetzt ist. Fig. **1b** gibt nun das Tier ein Jahr später, am 16. VI. 1917, wieder. Ein Vergleich der beiden Figuren läßt sofort erkennen, daß die beiden schmalen Querbinden vollkommen verschwunden sind. Dasselbe gilt aber sogar von den beiden breiten Querbinden, von denen die eine auf der Höhe des Schultergürtels, die andere an der Schwanzwurzel in Fig. **1a** zu sehen ist. Außerdem hat sich auch am Kopfe das Schwarz vermehrt, der Supraorbitalfleck hat sich auf beiden Seiten vom Parotidenfleck getrennt, und beide Flecke sehen wie von Schwarz angefressen aus. Am Rumpfe haben sich die nunmehr in zwei parallelen Reihen angeordneten gelben Flecke etwas verschmälert. Die Veränderungen, welche das Tier im dritten Jahre seines Lebens auf schwarzem Boden erfuhr, sind verhältnismäßig geringfügig. Sie zeigt Fig. **1c**, welche am 24. IX. 1918 angefertigt wurde. Am Schwanze hat sich die vordere Querbinde nunmehr auch aufgelöst, so daß nur noch eine weiter hinten vorhanden ist. An Stelle des axtförmigen Streifens in Fig. **1b** sehen wir infolgedessen in Fig. **1c** rechts einen kleinen Fleck, und links müßte eigentlich ein einheitlicher langer liegen, man bemerkt aber, daß sich derselbe in zwei durchschnürt hat. Am Kopf sind die beiden Parotidenflecke von den in Fig. **1b** sich an sie anschließenden Rumpfflecken abgegliedert, so daß also an der rechten Seite jetzt zwei kleine Flecke vor dem langen Längsstreifen vorhanden sind. Die Rumpfflecke sind zum Teil wieder schmäler, dafür aber auch länger geworden. Das Tier hatte sein Larvenleben in einer Glaswanne, deren Wände außen mit schwarzem Lack angestrichen worden waren, durchgemacht, war also seit Versuchsbeginn in schwarzer Umgebung gewesen.

Anders ist es mit den Exemplaren, deren Farbenkleid in seiner Entwicklung im folgenden beschrieben werden soll. Sie wurden bis zu ihrer Verwandlung in einem Glasaquarium gehalten, dessen Boden mit braunem Schlamm bedeckt war, also im Sinne Kammerers einen neutralen Untergrund repräsentierte. Erst nach ihrer Verwandlung kamen sie in schwarze Schalen.

In Fig. **2a** ist das Farbenkleid eines Tieres zu sehen, das am 4. VII. 1916 gezeichnet wurde und die Reduktion des Gelb außerordentlich schön zur Schau trägt. An dem vorderen Rumpffleck namentlich sieht man die Rückbildung des Gelb sehr deutlich, indem nicht nur die breite Querbinde zwischen dem rechten und linken Teil des großen unregelmäßigen Fleckes in Auflösung begriffen ist, sondern auch der vordere Abschnitt des rechten Teiles verschmälert wird. An dem zweiten Rückenfleck ist die Einschmelzung ebenfalls im Gange, und am dritten und vierten Fleck sieht man, wie ihre schmale Verbindungsbrücke ebenfalls von Melanin durchsetzt ist. Fig. **2b** zeigt nun dasselbe Individuum am 17. VI. 1917. Der Kopf zeigt kaum Veränderungen, ebensowenig die Vorderextremitäten. Dagegen sind an den Hintergliedmaßen einige[1] zu konstatieren, die aber für das Aussehen des Tieres von keinem großen Belang sind. In dieser Beziehung sind die Veränderungen auf dem Rücken vor allen Dingen ausschlaggebend. Da sieht man zunächst, daß sich der große, unregelmäßige vordere Fleck in einen kleineren linken und einen langen rechten aufgeteilt hat. Beide Teile sind auch schmäler geworden, indem sie namentlich von der Medianebene her durch Schwarz verdrängt worden sind, so daß die Giftdrüsenporen der Mittelregion des Rückens jetzt nicht mehr in Gelb liegen. An dem zweiten Rückenfleck sieht man ebenfalls die Tendenz, ihn durch eine Einschnürung in der Mitte in einen rechten und linken Fleck zu teilen, wie das nunmehr auch mit dem dritten und vierten Fleck geschehen ist. Zwischen beiden, die in Fig. **2a** noch durch eine mit Melanin durchsetzte Brücke verbunden waren, ist nämlich jetzt eine breite schwarze Straße vorhanden. Das Bild hat sich nach dreijährigem Aufenthalt des Tieres in schwarzer Umgebung nur wenig verändert, wie Fig. **2c** erkennen läßt. Die Rückenflecken sind etwas regelmäßiger in ihren Umrissen geworden, was namentlich an der noch einzigen Querbinde des Rumpfes zu erkennen ist, welche in Fig. **2b** sehr unregelmäßig gestaltet war, jetzt aber viel regelmäßiger ist und zeigt, daß sich aus ihr zwei seitlich von der Medianlinie gelegene Seitenflecke herausdifferenzieren wollen, die aber immer noch durch eine breite Brücke verbunden sind. Auch am Schwanze sind noch Querbinden vorhanden.

Ganz wunderbar schön und typisch ist die Veränderung des Farbenkleides bei dem Tier, welches in Fig. **3a—c** in drei Stadien dargestellt ist und dieselbe Lebensgeschichte wie das eben besprochene Individuum hat. Es war, wie Fig. **3a** zeigt, zu Anfang ganz unregelmäßig gefleckt. Wir sehen da hinter den zwei Flecken in der Nackengegend zunächst eine große Gruppe unregelmäßiger Flecke, die alle untereinander zusammenhingen, was man an den punktierten Stellen deutlich erkennen kann. Abgesehen von einigen isolierten Flecken, die zum Teil schon den Flanken angehören, folgte dann ein großer Fleck von der Form einer unregelmäßigen Klammer, der sich von der hinteren Rumpfregion bis zur vorderen Schwanzregion erstreckte. Auch am Schwanze sieht

[1] Es sei jedoch darauf aufmerksam gemacht, daß in Fig. **2b** auf der Fläche des linken Hinterfußes ein Fleck offenbar aus Versehen fortgelassen ist, der in Fig. **2a** in Anlage vorhanden war und in Fig. **2c** voll ausgebildet und jetzt nicht mehr wie in Fig. **2a** von Melanin durchsetzt ist.

man die Einschmelzung des Gelb in der dorsalen Mittelregion. Die Folge des ausgiebigen Auflösungsprozesses des Gelb ist in Fig. **3b** zu sehen. An Stelle der ganz unregelmäßigen Fleckenzeichnung haben wir jetzt eine mehr regelmäßige vor uns. Aus dem großen vorderen Fleckenkomplex haben sich durch Auflösung von Längs- und Querverbindungen fünf isolierte Flecke entwickelt, von denen nur noch der dritte der rechten Seite etwas über die dorsale Mittellinie hinausreicht. Weiter hat sich der unregelmäßige klammerförmige Fleck in drei aufgelöst, von denen noch zwei die letzte Spur einer Verbindung zeigen. Am Schwanze ist jetzt in der dorsalen Mittelpartie jede Spur von Gelb verschwunden. Im Gegensatz zu diesen großen Veränderungen im zweiten Lebensjahre waren die im dritten nur geringfügig. Fig. **3c** zeigt das Tier am 26. IX. 1918. Der dritte Fleck der rechten Seite reicht immer noch etwas in die Region der Giftdrüsen der dorsalen Mittellinie hinein. Die Brücke zwischen dem letzten Rumpffleck der rechten Seite und dem ersten Schwanzfleck der linken ist aber jetzt vollständig verschwunden. Zugrunde gegangen ist außerdem in der Mitte der linken Rumpfseite ein kleiner Fleck, der in Fig. **3a** in der seitlichen Drüsenregion lag und in **3b** bereits den Beginn des Verschwindens zeigte.

Ich will nun im folgenden noch die Veränderung der Zeichnung bei zwei Exemplaren aus der von oben beleuchteten Kontrolle zu einem Beleuchtungsversuch von unten besprechen, der am 13. IV. 1916 angesetzt worden war. Das Versuchsmaterial stammte von einem Weibchen aus der Heidelberger Umgebung. Die Larven der Kontrolle wurden von ihrer Geburt an in einer Glaswanne gehalten, deren Wände mit schwarzem Lack überzogen waren, die verwandelten Tiere dagegen in einer schwarzen Papiermachéschale. Die Larven hatten sich bereits Ende Mai zu verwandeln begonnen und waren Anfang Juli alle damit fertig. In Fig. **4a** ist nun ein Tier wiedergegeben, wie es am 19. VI. 1917 aussah. Auf dem Rücken sieht man vorn zunächst eine Figur, die wie ein umgekehrtes lateinisches E aussieht. Weiter hinten folgt dann in der Mitte ein großer unpaarer Fleck, und am Schwanze sind drei weitere breite Querbinden zu sehen. Aus dieser Zeichnung ist nun im Laufe des zweiten Jahres jene hervorgegangen, die in Fig. **4b** zu sehen ist und am 27. IX. 1918 angefertigt wurde. Man erkennt sofort, daß die E-förmige Figur sich in einen langen rechten Längsstreifen und drei kleinere linke Flecke aufgelöst hat. Das ist so geschehen, daß von den drei am umgekehrten E befindlichen Querstrichen nur die verdickten Enden auf der linken Seite übrig geblieben, die mittleren Partien dagegen verschwunden sind. Der mediane Fleck am Ende des Rückens hat jetzt Hakenform angenommen, und man sieht schon, daß sich davon an der linken Seite ein kleiner Fleck abgliedern will, genau wie sonst durch Auflösung der Partie in der dorsalen Mittellinie. Auch die drei Querbinden am Schwanz sollen in der Mitte zerteilt werden.

Ein zweites Exemplar wurde zum erstenmal am 4. VII. 1917 gezeichnet (Fig. **5a**). Es besitzt auf diesem Stadium eine unregelmäßige Fleckenzeichnung mit noch sechs Querbinden bis zur Schwanzspitze. Ursprünglich war ganz vorn noch eine siebente vorhanden, von der Spuren noch zu erkennen sind. Alle Querbinden begannen nun im zweiten Lebensjahre zu verschwinden, so daß wir am 27. IX. 1918 folgendes Bild (Fig. **5b**) vor uns hatten: An Stelle der unregelmäßigen Fleckung sieht man nunmehr rechts und links von dem schwarzen Rückenstreifen in der Mitte des Rückens zwei Reihen von größeren und kleineren Flecken liegen. An der Schwanzbasis kann man noch eine Spur der zuletzt aufgelösten Querbinde erkennen. Auch am Schwanz selbst ist das Gelb reduziert, indem

die vorletzte Querbinde schon in zwei seitliche Flecke aufgelöst und die erste, ganz lange, sowohl vorn wie hinten wie namentlich auch an der linken Seite arg angefressen ist.

Ich könnte noch mehr Beispiele anführen, die alle dasselbe wieder zeigen würden, was uns die beschriebenen fünf gelehrt haben, nämlich daß in den Fällen, wo die gelben Flecke auf dem Rücken des jungen Salamanders nicht gleich nach der Verwandlung schon in zwei Reihen seitlich von der schwarzen dorsalen Mittelregion angelegt, sondern in unregelmäßiger Weise gelagert und durch Querbinden miteinander verbunden sind, die über die dorsale Mittelpartie übergreifen, im Laufe der Weiterentwicklung eine Auflösung des Gelb in der Rückenmitte zustande kommt. Dadurch wird aus einer zu Anfang mehr unregelmäßigen Zeichnung eine mehr regelmäßige. Mit dieser Veränderung der Zeichnung ist eine Reduktion des Gelb verbunden, und da das auf schwarzem Grunde geschah, so fragt es sich, ob hier eine Bestätigung der KAMMERERschen Resultate vorliegt, oder ob wir in den beobachteten Erscheinungen weiter nichts vor uns haben als den von der Farbe der Umgebung unabhängigen normalen Verlauf der Zeichnungsveränderungen, der schließlich zur Herstellung des typischen Farbenkleides der Salamanderrasse der Heidelberger Umgebung führt. Diese Rasse ist nämlich im Sinne von BOULENGER zu der *var. taeniata* zu rechnen, denn zu derselben gehören nicht nur Formen mit zwei ununterbrochenen gelben Längsstreifen auf dem Rücken seitlich von der dorsalen Mittelpartie, sondern auch Salamander mit zwei Reihen von einander isolierter, kürzerer oder längerer gelber Streifen in den seitlichen Rückenregionen. Die Rückenmitte ist bei solchen Exemplaren in der Regel frei von Gelb, doch kann es auch vorkommen, daß auch noch an erwachsenen Tieren hier und da eine gelbe Querbinde erhalten geblieben ist, die über die Rückenmitte hinüberreicht.

Als ich im Frühjahr 1916 zum erstenmal die Reduktion des Gelb auf schwarzem Grunde sah, glaubte ich anfänglich, eine Bestätigung des KAMMERERschen Resultates vor mir zu haben. Meine Neugier zwang mich infolgedessen, die Salamander nicht nur in schwarzer, sondern auch in andersfarbiger Umgebung, zunächst wie KAMMERER in gelber, aufzuziehen.

2. Die Methode.

Im Gegensatz zu KAMMERER, der alle seine Versuche erst mit verwandelten jungen Tieren begann, habe ich den Weg von ŠEĆEROV[1] und v. FRISCH[2] eingeschlagen, die beide schon die frisch abgesetzten Larven den Versuchsbedingungen aussetzten. Das Material stammte mit einer Ausnahme von bekannten Müttern, die entweder aus der Heidelberger Umgebung stammten oder von der Tierhandlung von A. KOCH in Holzminden bezogen wurden. Die Salamander aus letzterer Bezugsquelle zeichneten sich durch viel mehr Gelb aus, als es in der Regel die Tiere bei Heidelberg aufweisen, wo immerhin gelegentlich auch recht gelbe Individuen gefunden werden. Die frisch abgesetzten Larven wurden zu gleichen Teilen in die Versuchsgefäße verteilt, welche aus großen Glaswannen bestanden, die außen gelb oder schwarz lackiert waren. Das Gelb hatte die Farbe des Postgelb. Waren weiße Gefäße nötig, so wurden innen weiße Porzellanschalen verwendet. Das Wasser wurde in den Gefäßen in der Regel zweimal wöchentlich gewechselt. Zur Fütterung

[1] Biol. Centralblatt Bd. 34, 1914, S. 339.

[2] Zitiert nach KAMMERER, der die bisher nicht erschienene ausführliche Arbeit v. FRISCHS ankündigt.

habe ich nur im ersten Jahre Daphniden und Planarien verwendet, von welchen auch letztere außerordentlich gierig gefressen wurden. Später wurde die Fütterung ausschließlich mit Enchyträen vorgenommen, welche nie Epidemien in meine Aquarien übertragen haben. Für ganz junge, eben verwandelte Tiere können dagegen diese Würmer gefährlich werden. Die Versuchsgefäße waren von aufliegenden Glasdeckeln verschlossen. Näherte sich ein Tier der Verwandlung, so kam es in ein anderes Gefäß, das schräg gestellt wurde und wenig Wasser enthielt, so daß der junge Salamander bequem an das Ufer kriechen konnte. Die verwandelten Tiere wurden in flachen außen gelb angestrichenen Glasschalen, in schwarzen Papiermaché- oder im Bedarfsfalle in flachen weißen Porzellanschalen gehalten, wie sie in photographischen Geschäften zu haben sind. Diese Behälter wurden ebenfalls mit Glasplatten zugedeckt, die nie einen so dichten Abschluß gewährten, daß nicht trotzdem genügend Luft den Versuchstieren zur Verfügung gestanden hätte. Ja, bei ganz kleinen, eben verwandelten Tieren muß man sogar sorgfältig darauf achten, daß zwischen dem Schalenrand und dem Glasdeckel kein zu großer Spalt vorhanden ist, durch den die Tiere entwischen können.

Wie schon im vorigen Kapitel erwähnt wurde, befand sich zur Erhaltung des nötigen Feuchtigkeitsgrades am Boden jeder Schale eine kleine Wasserschicht, die so abgemessen war, daß bei etwas schräger Stellung der Schale ein Teil derselben trocken blieb. Gewöhnlich genügte für diese Schrägstellung die Unebenheit des Laboratoriumtisches resp. der Schale selbst. Der Feuchtigkeitsgrad war also in meinen gelben, weißen und schwarzen Kulturen gleich, und da auch für alle die Temperatur dieselbe war, so unterschieden sich dieselben nur durch ihre Farbe. So war die Eindeutigkeit der Versuchsanordnung gewahrt.

Die Temperatur selbst schwankte in dem Raum natürlich mit der Jahreszeit, da im Winter nur sehr mäßig geheizt werden konnte, so daß die Temperatur im Winter 1916/17 bis auf 5° und 1917/18 bis auf 7° an einigen Tagen sank. Trotzdem war die Temperatur immer hoch genug, daß ein Winterschlaf nicht zustande kam. Die Tiere waren also das ganze Jahr hindurch der Wirkung der farbigen Böden ausgesetzt.

Die Eindeutigkeit der Versuchsanordnung wurde bei meinen Versuchen weiter dadurch gewährleistet, daß ich mich dem Vorgehen von v. Frisch[1] anschloß und das von Steinen umrahmte Moosnest, in dem sich die Tiere verkriechen konnten, fortließ. Kammerer hält das Vorhandensein eines solchen Versteckes für unumgänglich notwendig für das Wohlbefinden der Tiere, und Franz Werner[2] vertritt diesen Standpunkt in noch viel ausgesprochener Weise, ich kann aber auf Grund meiner Erfahrungen behaupten, daß das zum mindesten für die Heidelberger und Holzminder Salamander nicht zutrifft. Dieselben gedeihen auch ohne Versteck ganz prächtig, vorausgesetzt, daß sie fressen. Nahrungsaufnahme ist neben Feuchtigkeit, Sauberkeit des Behälters und Schutz vor direkten Sonnenstrahlen das einzige, wovon das Wohlbefinden der Salamander abhängt.

Was zunächst die Nahrungsaufnahme anbetrifft, so hängt dieselbe von dem Appetit und der Geschicklichkeit des Tieres selbst ab, Eigenschaften, die bei den einzelnen Tieren sehr variieren. Schon von der Geburt an tritt dieser Unterschied hervor. Manche Larven fressen sehr viel, andere sehr wenig, manche sind beim Erschnappen der Enchyträen

[1] Zitiert nach Kammerer.

[2] l. c. S. 177.

sehr geschickt, während sich andere sehr unbeholfen, ja bisweilen wie Narren benehmen. In der Natur würden solche Tiere sicher zugrunde gehen, in der Gefangenschaft aber kommen manche zur Verwandlung, gedeihen aber nicht so gut wie ihre Kollegen, welche ihre Beute geschickt packen und einen gesegneten Appetit entwickeln. Das heikelste Kapitel bei der Zucht der verwandelten Salamander bildet die Nahrung. Kammerer hat seine Tiere mit Mehlwürmern gefüttert, erwähnt aber selbst, daß dieselben keineswegs ein ideales Futtermittel repräsentieren. Ich fand, daß manche Exemplare die Käferlarven sehr gern fressen, während andere sie verschmähen oder nach Verschlingen wieder ausspucken. Die Folge ist, daß manche Tiere gedeihen, andere nicht. Für meine Zwecke erwiesen sich aber die Mehlwürmer besonders deshalb als kaum brauchbar, weil sie sehr empfindlich gegen Wasser sind, sich in den Versuchsbehältern aber eine dünne Wasserschicht befand. Brachte man die Tiere an eine trockene Stelle des Behälters, so krochen sie sehr bald ins Nasse und gingen da zugrunde. Ich habe infolgedessen meine Tiere nur zur Aushilfe mitunter mit Mehlwürmern gefüttert.

Da sich Schnecken nach Probeversuchen auch nicht besonders zur Fütterung eignen, so blieben nur noch die Regenwürmer übrig, welche aber wiederum den Nachteil haben, daß sie sehr leicht eine Infektion der Salamander herbeiführen, an welcher dieselben in sehr kurzer Zeit zugrunde gehen. Es kann nämlich vorkommen, daß man, nachdem am Abend vorher noch alle Tiere gesund gewesen waren, am anderen Morgen einige oder gar eine größere Anzahl tot vorfindet. So sind mir bisweilen die schönsten Kulturen mit den besten Tieren dezimiert worden. Ich habe verschiedene Regenwurmarten zur Fütterung benutzt und gefunden, daß die Fütterung mit *Allolobophora foetida* die sicherste ist. Diese Form ist sehr selten Überträger der infektiösen Darmkrankheit, stand mir aber leider nicht immer in genügender Menge zur Verfügung, so daß auch andere Arten, meist *L. terrestris*, benutzt werden mußten, an dessen Genusse mir aber auch viele Tiere zugrunde gegangen sind. Ich habe diesen Übelstand dadurch abschwächen können, daß die Regenwürmer vor dem Verfüttertwerden zuerst für einige Zeit in feuchtes Filtrierpapier kamen, durch dessen Aufnahme in den Darm letzterer bekanntlich von Erde befreit wird. Die Würmer wurden außerdem vor der Fütterung erst gründlich gewaschen, dann in Stücke geschnitten, wieder gewaschen und dann erst verfüttert. Voraussetzung, daß die Salamander nach den Wurmstücken schnappen, ist, daß sich dieselben noch bewegen. Nicht gefressene Stücke müssen natürlich, bevor sie faulen, entfernt werden. Überhaupt ist die größte Sauberkeit notwendig und das Gefäß sofort zu wechseln, wenn es durch Kot verunreinigt worden ist. Gewöhnlich genügte ein zweimaliger Wechsel wöchentlich, der dann immer nach einem Futtertag vorgenommen wurde. Bisweilen mußten natürlich die Gefäße auch öfter gereinigt werden, zweimal in der Woche fand aber immer das große Reinemachen statt, wobei die Salamander auch stets gebadet und nach dem Bade durch die Finger gezogen wurden, damit die alte, etwa schon abgelöste Haut abgestreift wurde.

Da nach Kammerers Angaben zum Gelingen seiner Versuche mit farbigen Böden eine reiche Zufuhr von Licht notwendig ist, so sei besonders betont, daß meine Kulturen in dem hellsten Raum des zoologischen Institutes zu Heidelberg aufgestellt waren, der von zwei Seiten durch meterhohe Fenster Licht erhielt. Da die Versuchsgefäße nahe an den Fenstern standen, erhielten sie nicht nur seitliches, sondern auch von oben einfallendes Licht.

Bei Herstellung der Zeichnungen wurde so verfahren, daß die Tiere in einen länglichen Filzrahmen getan wurden, der auf einer Glasplatte lag und durch eine zweite aufgelegte Glasplatte verschlossen wurde. Das Ganze wurde durch zwei Gummiringe, die um die Platten herumgelegt wurden, zusammengehalten. Je nach der Dicke des Tieres wurde natürlich auch der Filzrahmen von entsprechender Dicke genommen. So erhielt man ein Gefängnis, in dem sich das Tier sehr wenig bewegen und bequem von der Rücken- und Bauchseite gezeichnet werden konnte. Die Fleckenzeichnung wurde nach dem Vorgehen Kammerers in Schemata eingetragen. Bei der Vergleichung der verschiedenen Zeichnungen von demselben Tier muß man beachten, daß die relative Lage der Flecke zueinander und zum Teil auch ihre Größe durch den Kontraktionszustand der Muskeln und der dadurch bedingten Verschiebung der Haut beeinflußt werden kann. Bei genauer Betrachtung der Figuren ist es aber immer leicht, die einzelnen Flecke der verschiedenen Entwicklungsstadien des Farbenkleides mit Sicherheit aufeinander zu beziehen. Je nach der Lage des Tieres können mitunter vom Rücken aus auch noch Flankenflecke sichtbar sein, die bei einer anderen Lage oder wenn das Tier zwischen den beiden Glasplatten gar nicht flachgedrückt ist, nicht sichtbar zu sein brauchen.

Neben der Zeichnung habe ich namentlich in der letzten Zeit auch die Photographie als Hilfsmittel zur Festhaltung der verschiedenen Stadien der Zeichnung benutzt, nachdem ich durch Herrn Kollegen Spemann einen einfachen Kunstgriff kennen gelernt hatte, die vielen störenden Reflexe der glänzenden Salamanderhaut zu eliminieren. Die Tiere wurden einfach unter Wasser photographiert. Sie kamen in eine flache Glasschale, die mit Wasser gefüllt und mit einer darübergeschobenen Spiegelglasplatte so verschlossen wurde, daß keine Luftblase im Gefäße blieb. Da wegen der schlechten Wirkung des Gelb auf die Platte Daueraufnahmen gemacht werden müssen, um tadellose Photographien zu erhalten, so ist außerdem noch eine Betäubung der Versuchsobjekte notwendig. Ich verwandte zu diesem Zwecke zur Immobilisierung der Larven Acetonchloroform, zu derjenigen verwandelter Salamander dagegen Äther. Das erstere Narkotikum ist für verwandelte Salamander deshalb nicht zu benutzen, weil die Betäubung verhältnismäßig langsam eintritt, dafür aber zu lange anhält, so daß die Gefahr des Verlustes des Tieres sehr groß ist; auch bei Verwendung von Äther ist die Gefahr nicht ganz ausgeschlossen; doch sind mir bis jetzt glücklicherweise erst zwei Tiere in der Narkose gestorben.

3. Die Beeinflussung des Farbenkleides des jungen Salamanders durch Züchtung der Larven in gelber und schwarzer Umgebung.

A. Die Schilderung der Versuche.

a) Der erste Probeversuch.

Da die Salamander im Frühjahr 1916, als ich zum erstenmal die Reduktion des Gelb in schwarzer Umgebung wahrnahm, in der Heidelberger Gegend ihre Jungen bereits abgesetzt hatten, blieb mir nichts anderes übrig, als den ersten Probeversuch mit wahllos gefangenen Larven aus einem kleinen Bach am Kümmelbacher Hof anzustellen, doch trug ich dabei Sorge nur Tiere zu verwenden, die 2—3 cm oder höchstens ein paar Millimeter darüber maßen, also noch möglichst klein waren. Je 32 Stück davon wurden am 25. VI. in eine gelbe und in eine schwarze Glaswanne gebracht. Da die Salamander-

larven bekanntlich physiologischen Farbenwechsel zeigen, so konnte man bereits nach 24 Stunden bemerken, daß die Larven in der gelben, hellen Schale deutlich heller waren als in der schwarzen. Es ist das ganz dasselbe Phänomen, welches schon lange vorher Flemming[1] beobachtet hatte, als er Salamanderlarven in weißen Porzellan- oder Steingutschalen und in dunklen Aquarienkästen hielt, und welche mindestens hauptsächlich[2] auf einer Kontraktion der Melanophoren beruht. Dieser Unterschied in der Helligkeit der Larven wurde mit der Zeit noch ausgesprochener, so daß nach Verlauf von einigen Wochen die Tiere in Schwarz im Vergleich zu denen in Gelb die reinen Mohren waren, wenn man beide Sorten in einem nicht angestrichenen Glasgefäß auf demselben Untergrunde betrachtete. Ende Juli begannen sich die Larven in dem schwarzen und bald darauf die in dem gelben Gefäß zu verwandeln. Am 15. VIII. waren in dem ersteren bereits 9 verwandelt und nur 6 noch Larven, in dem gelben Gefäß dagegen 16 verwandelt und 7 noch nicht. Ein Vergleich der beiderlei Sorten Versuchstiere ergab aufs deutlichste, daß nicht nur die Larven, sondern auch die frischverwandelten Tiere in der gelben Umgebung viel heller waren als in der schwarzen, doch sei bemerkt, daß die hellen Stellen der Gelbtiere zunächst nicht von rein gelber Farbe, sondern von schmutzig grüner waren. Da sich die Salamanderfärbung erst allmählich nach der Verwandlung herauszubilden beginnt, so ist aus dem helleren Aussehen der frisch verwandelten Tiere der gelben Umgebung noch nicht mit Sicherheit zu schließen, daß sie auch später nach vollendeter Ausfärbung gelber als die aus der schwarzen Umgebung sein werden. Will man einen Vergleich der Salamander, die in gelber und schwarzer Glaswanne großgezogen worden sind, in bezug auf ihr Farbenkleid anstellen, so muß man infolgedessen erst mindestens einige Wochen, am besten ein paar Monate nach der Verwandlung verstreichen lassen. In unserem Falle stellte es sich im Verlaufe des Spätherbstes heraus, daß die jungen Salamander zwar nicht mehr so kraß verschieden waren wie einst die Larven in gelber und schwarzer Umgebung, da die Gelbtiere an ursprünglich hellen Stellen tief schwarzes Melanin und die Schwarztiere an ursprünglich dunklen Stellen schöne gelbe Flecke gebildet hatten, daß aber trotz alledem und trotz der Verschiedenheit der einzelnen Individuen doch im großen und ganzen die Salamander in der gelben Schale gelber waren als die in der schwarzen.

Da man gegen dieses Resultat einwenden kann, daß es auf Zufälligkeiten beruht und sich dabei zunächst einmal darauf berufen kann, daß das Material nicht von einer Mutter stammte, sodann aber auch auf die verhältnismäßig geringe Zahl der Tiere in Schwarz, wo sich im Winter 1916/17 nur noch 12 Tiere gegen 22 Tiere in Gelb vorfanden — die übrigen waren größtenteils schon im Larvenleben ihren Genossen zum Opfer gefallen oder später gestorben — so war es nötig, die folgenden Versuche einwandfreier, mit Geschwistern anzustellen.

b) Der zweite Versuch

wurde am 13. XI. 1916 mit Material begonnen, das in 4 Portionen vom 3.—11. XI. von dem in Fig. 6a und b abgebildeten Weibchen aus der Heidelberger Umgebung abgesetzt worden war. Davon kamen in die gelbe Glaswanne 18 und in die schwarze 19 Stück.

[1] Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 48, 1897, S. 369 u. 690.

[2] Weiter hinten (S. 25) werde ich eingehender auf die Gründe der Hell- resp. Dunkelfärbung der Larven in heller resp. dunkler Umgebung zu sprechen kommen.

Auch bei diesem Versuche trat wie beim ersten bereits nach kurzer Zeit das Flemmingsche Phänomen der Aufhellung der Larven im gelben Gefäße ein, und nach ein paar Wochen war der Unterschied zwischen der gelben und schwarzen Kultur geradezu riesig groß zu nennen. Die Verwandlung der Larven ließ in diesem Falle außerordentlich lange auf sich warten, denn am 22. V. 1917 hatte in jeder Zucht erst ein Exemplar die Metamorphose hinter sich. Erst im Verlaufe des September war sie bei allen vollendet. Interessant war, daß bei den Larven in Gelb das schwarze Pigment um so mehr zunahm, je näher die Tiere der Metamorphose kamen. Diese Zunahme des Melanins erfolgte natürlich bei den einzelnen Individuen in sehr verschiedenem Grade, war aber bei einzelnen recht beträchtlich. Es verwischte sich also der anfänglich riesige Unterschied zwischen den beiden Kulturen wieder etwas, ohne aber ganz zu verschwinden. Die verwandelten Tiere färbten sich im Laufe des Spätherbstes vollständig aus. Es waren in der gelben Zucht 8 und in der schwarzen 11 Stück am Leben geblieben. Von den ersteren wurden im März alle und von den letzteren ebenfalls 8 Stück gezeichnet und zwar 4 von den 7 Exemplaren mit verhältnismäßig viel Gelb und die 4 mit wenig Gelb. Fig. **7a—h** stellen die 8 Tiere aus Gelb und Fig. **8a—h** die aus Schwarz dar.

Ein Vergleich der beiden Figurenreihen läßt sofort den großen Unterschied zwischen den in gelber Umgebung und den in schwarzer großgezogenen Individuen erkennen. Zwar kommt unter den ersten auch einmal ein Tier mit recht wenig Gelb (Fig. **7h**) vor und finden sich unter den letzteren auch Exemplare mit reichlich Gelb (Fig. **8a—e**), aber trotzdem ist es augenfällig, daß die Salamander aus der gelben Umgebung im Durchschnitt gelber sind als die aus der schwarzen. Wir haben also mit Geschwistern ganz dasselbe Resultat erlangt wie oben mit gemischtem Ausgangsmaterial.

Sehen wir nun die Figuren daraufhin an, ob die durchschnittlich stärkere Gelbfärbung der Tiere aus Gelb auf mehr oder auf größeren gelben Flecken als bei den Tieren aus Schwarz beruht, so ergibt sich sofort die letztere Alternative als die richtige. Es haben nämlich die gelben Flecke der Tiere in gelber Umgebung die Neigung, nicht nur in der Quer-, sondern auch in der Längsrichtung in der dorsalen Mittelpartie miteinander zu verschmelzen, so daß ihre Anzahl im Vergleich zu den Tieren aus der schwarzen Umgebung vermindert, ihre Größe aber vermehrt wird. Diese Verschmelzung kann so weit gehen, daß bei den Gelbtieren die ganze mittlere Region des Rückens von einem breiten gelben Bande eingenommen wird, das sich auch mitunter noch auf den Schwanz ausdehnen kann. Keines der 11 Tiere aus Schwarz wies in diesem Versuch einen so gelben Rücken auf wie die in Fig. **7a—c** dargestellten Exemplare, obwohl auch unter den Schwarztieren Verschmelzung von Flecken quer über den Rücken hinweg, also Querbinden vorkommen, wie die Fig. **8a** und **b** zeigen. Bei den Salamandern aus schwarzer Umgebung kommt das Gelb bisweilen in Form von vielen oder sehr vielen ganz kleinen Flecken vor, so daß das Tier wie mit Gelb bespritzt aussieht, wovon Fig. **8h** das beste Beispiel aus dieser Versuchsreihe liefert. In den gelben Zuchten habe ich solche Farbenkleider bisher wenigstens nie beobachtet. So dürfte das Bespritztsein mit Gelb auf die Schwarzkulturen beschränkt sein, in denen sie übrigens auch nicht immer zu finden sind.

Abgesehen von der Färbung des Rückens ist noch die Färbung der Flanken unter den verschiedenen Versuchsbedingungen erwähnenswert. Vergleicht man die Tiere

aus gelber und schwarzer Umgebung in dieser Hinsicht miteinander, so ergibt sich nämlich, daß die Gelbtiere im Durchschnitt mehr Gelb an den Flanken besitzen als die Schwarztiere. In bezug auf die Färbung des Bauches, der bei jungen Salamandern entweder überhaupt keine oder nur wenig mattgelbe oder weißliche Flecke aufweist, habe ich dagegen keine deutlichen Unterschiede zwischen der Gelb- und Schwarzkultur nachweisen können. Da auch bei den übrigen Versuchen die Resultate in bezug auf die Bauchfärbung nicht eindeutig sind, soll die letztere in der Folge überhaupt unberücksichtigt bleiben.

c) Der dritte Versuch.

Das Muttertier zu diesem Versuch, das ebenfalls aus der Heidelberger Umgebung stammt, ist in Fig. **9a** und **b** abgebildet. Es begann am 4. XI. 1916 die Larven abzusetzen, von denen am 13. XI. je sechs Stück in eine gelbe und schwarze Glaswanne gebracht wurden. Das Tier brachte dann bis zum 2. XII. noch vier Larven zur Welt, welche wieder in die beiden Versuchsgefäße verteilt wurden. Es waren also in jedem am 2. XII. 1916 acht Larven vorhanden. Davon wurden im Laufe der Zeit in jedem Gefäß fünf Stück von ihren Genossen totgebissen, so daß seit Februar 1917 nur noch drei in jeder Zucht waren. Im gelben Gefäß fiel dann im März das kleinere der drei Tiere auch noch einem größeren Insassen zum Opfer.

Die Veränderungen, welche sich an den Larven im Laufe der Zeit einstellten, entsprechen ganz denen, die wir bereits im vorigen Versuch kennen gelernt haben. Die Verwandlung begann im Mai 1917 und war bei den drei Tieren aus der schwarzen Glaswanne am 30. V. und bei den beiden Gelbtieren Anfang Juni vollendet. Am 29. und 30. Juni d. h. ungefähr vier Wochen nach erfolgter Verwandlung wurden die Tiere gezeichnet. Fig. **10a** und **b** geben die beiden aus gelber und Fig. **11a—c** die drei aus schwarzer Umgebung wieder. Ein Blick auf die Abbildungen ergibt sofort, daß die beiden Tiere aus der gelben Umgebung bedeutend gelber sind als die drei aus schwarzer, und es zeigt sich weiter, daß die stärkere Gelbfärbung der Tiere aus Gelb durch ein Zusammenfließen der gelben Flecke sowohl der Quere wie der Länge nach zustande gekommen ist. Letzteres ist namentlich bei dem in Fig. **10a** dargestellten Tier geschehen, das in der Mitte des Rückens einen breiten Streifen aufweist, der an der rechten Seite sogar eine schmale Verbindung mit dem rechten Parotidenfleck zeigt und hinten sich auch über das erste Drittel des Schwanzes ausdehnt. Das Tier besitzt außerdem an der rechten Seite eine quere Verbindung mit einem Flankenfleck. Beim zweiten Individuum aus Gelb sind die gelben Flecke in Form von Querbinden angeordnet, von denen die zweite in breiter Kommunikation mit Flankenflecken steht. Der vordere Teil des Schwanzes ist auch fast ganz gelb gefärbt. Zu beachten ist endlich bei beiden Tieren das reichlichere Gelb an den Gliedmaßen und bei Fig. **10b** auch am Kopfe im Vergleich zu den drei Geschwistern, die in schwarzer Umgebung aufgewachsen sind. Von den letzteren hat Fig. **11a** zwar auch ein paar Verbindungen der rechten und linken Fleckenreihe durch Queranastomosen, aber trotzdem ist doch bei diesem Tier wie auch bei den beiden anderen (Fig. **11b** und **c**) die dorsale Mittelpartie mehr schwarz als gelb. Auch weniger gelbe Flankenflecke kommen bei den Tieren aus der schwarzen Umgebung vor. Obwohl das am Leben gebliebene Versuchsmaterial nicht sehr groß ist, hat es doch dasselbe Resultat wie die beiden vorhergehenden Versuche geliefert, so daß es also nicht auf Zufälligkeiten zurückzuführen sein dürfte.

d) Der vierte Versuch.

Ein ebenso schönes Resultat lieferte der vierte Versuch, zu dem Larven genommen wurden, die von einem fast ganz gelben Weibchen aus Holzminden stammten, das in Fig. **12a** und **b** von der Rücken- und Bauchseite dargestellt ist. Man sieht an diesem sehr gelben Exemplar, daß in der dorsalen Mittellinie doch nicht alles Schwarz verschwunden ist, sondern daß sich immer noch einige kürzere oder längere Streifen davon erhalten haben. Das Tier begann am 11. XI. 1916 Junge abzusetzen und brachte schließlich bis zum 1. XII. in fünf Geburtsakten 14 Junge zur Welt, die immer sofort in eine gelbe und schwarze Schale gebracht wurden. Die Larven zeigten in den Versuchsgefäßen wieder dieselben Phänomene wie die in den bereits beschriebenen Kulturen: Kontraktion der Melanophoren in Gelb und Expansion derselben in Schwarz. Sie begannen ihre Metamorphose ebenfalls erst im Mai 1917. Am 26. V. waren in Schwarz alle verwandelt; doch waren es nur noch vier Stück. In Gelb brachten es fünf bis zu jungen Salamandern; der letzte aber erst am 29. VI. 1917. Die fünf Exemplare aus der gelben Zucht sind in Fig. **13a—e**, die vier aus der schwarzen in Fig. **14a—d** abgebildet.

Ein Vergleich der beiden Reihen lehrt auf das deutlichste, daß die Tiere aus der gelben Umgebung gelber sind als die aus der schwarzen. Das tritt namentlich in der Mittelpartie des Rückens hervor, welche bei allen Schwarztieren mindestens bis zum Anfangsteil des Schwanzes völlig schwarz ist, was bei den Gelbtieren nirgends vorkommt, wenn sich auch größere oder kleinere Ansätze zur Schwarzfärbung dieser Rückenregion bei allen vorfinden. Der schwarze Rückenstreifen hängt außerdem bei den Schwarztieren mindestens an zwei Stellen mit dem einen (Fig. **14a**) oder sogar an einer größeren Anzahl von Stellen mit beiden schwarzen Seitenstreifen (Fig. **14b**) zusammen, so daß also auf diese Weise die gelben Längsstreifen in verschieden viele Stücke zerlegt werden. Bei den Gelbtieren dagegen kommunizieren die Rudimente der schwarzen Mittelstreifen nur bei zwei Tieren (Fig. **13d** und **e**) an einer Stelle mit dem schwarzen Streifen der einen Seite. Aber nicht nur auf dem Rücken, sondern auch auf dem Kopf und an den Gliedmaßen sind die Tiere aus der gelben Kultur reichlicher mit Gelb versehen als ihre Geschwister aus dem schwarzen Gefäß, wie auch aus den Figuren zu ersehen ist. So ist das Resultat des ersten Versuches abermals bestätigt worden.

e) Der fünfte Versuch.

Da ich zu dieser fünften Versuchsreihe neben einem gelben und schwarzen auch noch ein blaues Zuchtgefäß benutzte, die Larven aber von einem Weibchen mir zur Verteilung auf die drei Gefäße nicht genügend zahlreich erschienen, verwendete ich in diesem Falle nicht nur Nachkommen von dem in Fig. **15a**, sondern auch von dem in **15b** dargestellten Muttertier zu den drei Zuchten. Wie man sieht, waren sich die beiden Weibchen in bezug auf ihren Reichtum an Gelb recht ähnlich. Dasselbe war nicht gerade groß, zumal die Bauchseite hinter den Vorderextremitäten fast vollkommen schwarz war. Bei dem einen Tier fanden sich an der hinteren rechten Seite des Bauches zwei kleine gelbe Flecke vor, während bei dem anderen Individuum auf der linken Seite des Bauches an der Basis der Vorder- und Hinterextremität je ein gelber Fleck vorhanden war. Man kann diese seitlichen Bauchflecke bereits den Flanken zuzählen, die sonst keine weiteren gelben Flecke aufwiesen. Die beiden Muttertiere hatten am 16. und 17. V.

1917 ihre Jungen abgesetzt. Am 18. V. kamen in das gelbe Gefäß elf Tiere von der einen und fünf von der anderen Mutter, in das blaue zwölf von der einen und fünf von der anderen und in das schwarze ebensoviele wie in das blaue.

Am 21. V. war ein deutlicher Unterschied zwischen der gelben und blauen Kultur auf der einen und der schwarzen auf der anderen Seite zu konstatieren. Die Larven in den beiden ersteren Gefäßen waren heller als die in dem letzteren. Der Unterschied wurde aber noch ausgesprochener, so daß am 14. VI. die Larven in Schwarz viel dunkler als die in Gelb und Blau waren, von denen wieder die in Gelb etwas heller erschienen als die in Blau. Der Unterschied zwischen den Tieren in der gelben und blauen Wanne, von denen die letztere etwas dunkler war als die erstere, war aber im Vergleich zu dem zwischen den Gelb- und Schwarztieren nur geringfügig. Da die Blauzucht infolge dieser Sachlage kein großes Interesse beansprucht, so mag sie in der Folge unberücksichtigt bleiben. In bezug auf die Beziehung zwischen physiologischem und morphologischem Farbenwechsel ist es von Wichtigkeit noch besonders darauf hinzuweisen, daß der Unterschied zwischen den Larven in gelber und schwarzer Umgebung zwar ausgesprochen, aber doch nicht von einem so hohen Grade war wie in den vorhergehenden Versuchsreihen. Wie in den anderen Kulturen konnte auch hier beobachtet werden, daß die hellen Larven, je näher sie der Verwandlung kamen, mit der Zeit dunkle Melanininseln erhielten. Da nun vor der Verwandlung auch bei den Tieren in schwarzer Umgebung gelbliche Tupfen auftreten, so wird also der anfänglich große Unterschied in der Helligkeit der Färbung bei der Metamorphose wieder etwas verwischt, ohne aber vollständig beseitigt zu werden.

Am 30. VII. begann sich der erste Salamander in Schwarz und am 7. VIII. der erste in Gelb zu verwandeln. In der ersten Hälfte des September war die Metamorphose bei allen vollendet, und zwar waren in Gelb zwölf und in Schwarz elf Tiere am Leben.

Als sich alle Tiere, namentlich auch die aus der schwarzen Umgebung, ausgefärbt hatten, zeigte es sich, daß in bezug auf die Menge an Gelb zwischen den Gelb- und Schwarztieren kein sehr deutlicher Unterschied vorhanden war, daß aber trotzdem die Gelb- und Schwarzkultur sehr leicht voneinander zu unterscheiden waren, insofern als in der ersteren mehr Tiere vorkamen, deren Rückenflecke der Quere und der Länge nach in der dorsalen Mittelpartie verschmolzen waren, als in der letzteren. Das ist ganz dasselbe Phänomen, das wir auch in allen anderen Gelbkulturen gesehen haben, und das zu einer Vermehrung des Gelb auf dem Rücken des Tieres führen kann, wie wir das in den früheren Versuchen kennen gelernt haben. Es liegt auf der Hand, daß dieser geringe Unterschied zwischen den Gelb- und Schwarztieren dieses Versuches in ursächlichem Zusammenhange mit der oben erwähnten Tatsache stehen dürfte, daß in diesem Falle auch schon die Larven in Gelb und Schwarz im Durchschnitt nicht so hochgradig voneinander verschieden waren wie sonst, obwohl der Unterschied zwischen ihnen viel größer war als der zwischen den verwandelten Salamandern.

Von letzteren sind in den Fig. **16a–f** und **17a–f** aus jeder Kultur sechs Individuen wiedergegeben, und zwar sind immer aus jeder Zucht drei der gelbsten und drei der dunkelsten Tiere gezeichnet worden. Die erste der beiden Figurenreihen repräsentiert Tiere aus gelber und die zweite solche aus schwarzer Umgebung. Ein Vergleich beider wird die Richtigkeit des Gesagten erkennen lassen.

Ich habe noch einen sechsten Versuch mit gelber und schwarzer Umgebung gemacht, der ein ähnliches Resultat wie die geschilderten Experimente ergab, da aber bei dieser Versuchsreihe zum Vergleich auch noch eine weiße Umgebung benutzt wurde, soll sie erst später zur Sprache kommen.

B. Das Gesamtresultat der Versuche und seine hypothetische Erklärung durch Babáks Befunde.

Alle Versuche, welche im vorstehenden geschildert wurden, haben übereinstimmend ergeben, daß eine gelbe Umgebung während des Larvenlebens so auf das Farbenkleid des jungen Salamanders wirkt, daß die gelben Rückenflecke mehr als in schwarzer Umgebung die Neigung haben, in der dorsalen Mittelregion sowohl der Quere wie der Länge nach zu verschmelzen. Dieser Verschmelzungsprozeß kann soweit führen, daß die jungen Salamander aus der Gelbkultur deutlich gelber sind als die aus der Schwarzkultur. Der Grad dieser stärkeren Gelbfärbung der Tiere auf gelbem Untergrund ist aber je nach dem verwendeten Versuchsmaterial verschieden. Er kann einen großen Wert aufweisen, mitunter, wie in dem fünften Versuche, aber auch recht klein ausfallen. Trotz dieser Einschränkung der Gültigkeit des gewonnenen Resultates steht aber ganz fest, daß sich die Ausdehnung der gelben Flecken auf Rücken und Flanken der jungen Salamander durch eine gelbe Umgebung während des Larvenlebens beeinflussen läßt.

Dieses Resultat findet eine sehr einfache Erklärung durch Befunde, welche Babák[1] an Axolotlarven gemacht hat. Derselbe fand nämlich, daß dauernde Expansion der Chromatophoren, wie sie an normalen Larven auf dunkler Unterlage im Lichte zu sehen ist, nicht nur zur Pigmentvermehrung in den Pigmentzellen, sondern auch zu einer rascheren Teilung derselben, also zur Chromatophorenvermehrung führt. Dagegen ist dauernde Kontraktion der Pigmentzellen, wie sie bei normalen Larven auf weißem Grunde im Lichte auftritt, „nicht nur mit schwacher Pigmentvermehrung oder sogar Pigmentabnahme, sondern auch mit der Hemmung der zur Teilung der Pigmentzellen führenden Ernährungsprozesse verbunden.“ Die Tiere in weißer Umgebung weisen infolgedessen nach Verlauf von einigen Wochen oder Monaten eine geringere Anzahl von dunklen Pigmentzellen auf als die Tiere in schwarzer Umgebung. So betrug z. B. bei einem Weißtier die Chromatophorenzunahme elf, bei einem Schwarztier 40 Stück pro Woche.

Diese Tatsachen bieten eine sehr einfache Erklärung für die von uns konstatierten Veränderungen des Farbenkleides der jungen Salamander durch Aufzucht der Larven in gelber und schwarzer Umgebung: durch die gelbe, helle Umgebung wird die Kontraktion der Melanophoren und damit eine langsamere Vermehrung derselben bewirkt, so daß also die jungen Salamander weniger schwarz aussehen würden als in schwarzer Umgebung, in welcher Expansion und somit raschere Vermehrung der dunklen Chromatophoren stattfindet. Würde sich nun freilich die Wirkung des gelben Untergrundes nur auf die Hemmung der Vermehrung der Melanophoren erstrecken, die Vermehrung der Xanthophoren aber gänzlich unbeeinflußt lassen, so müßten wir auf Gelb eigentlich Larven erhalten, welche zwar weniger Schwarz als sonst, aber nicht mehr Gelb besitzen, welche

[1] Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 149, 1913, S. 462.

also dazwischen pigmentfreie Stellen aufweisen. Da das nicht der Fall ist, müssen wir weiter annehmen, daß die Vermehrung der gelben Chromatophoren auf Gelb reichlicher ist als auf Schwarz. Das wäre vom Babákschen Standpunkt aus ebenfalls verständlich, wenn im Gegensatz zu den Melanophoren die Xanthophoren in gelber Umgebung stärker expandiert wären als in schwarzer. Die notwendige Konsequenz aus dieser Erklärungsweise der Wirkung gelber und schwarzer Umgebung auf die Färbung des jungen Salamanders ist natürlich die, daß ebenso wie gelbe, auch weiße Umgebung wirken muß, ja überhaupt jede, die heller als die schwarzen Schalen ist. Da die Melanophoren auch durch chemische Mittel zur Expansion resp. Kontraktion gebracht werden können[1], so wäre es auch denkbar, das Farbenkleid des jungen Salamanders dadurch zu verändern, daß man die Larven in Wasser aufzieht, das Substanzen enthält, die Expansion oder Kontraktion der schwarzen Pigmentzellen bewirken. Man kann sich versucht fühlen, von diesem Gesichtspunkte aus auch das Resultat von Irena Pogonowska[2] zu erklären, die angibt, das Schwarz auf Kosten des Gelb bei jungen Salamandern vermehrt zu haben, indem sie die Larven anstatt in gewöhnlichem Wasser in verdünnter Kochsalzlösung von 0,3% aufzog. Es scheint mir aber notwendig, das Resultat zunächst noch einer experimentellen Prüfung zu unterziehen und dabei festzustellen, ob die verwandte Kochsalzlösung wirklich eine starke Expansion der Melanophoren zur Folge hat.

C. Vergleich des Resultates mit dem von Šećerov gewonnenen.

Wie schon vorn erwähnt, hat bereits Šećerov[3] Salamanderlarven in gelber und schwarzer Umgebung großgezogen. Er benutzte Glaswannen, deren Boden und deren Seiten bis zur Höhe von drei Fingern mit glänzendem gelben oder schwarzem Papier überklebt waren. Die Jungen stammten von einem Weibchen aus Vorwohle in Braunschweig, das auf dem Rücken zwei ununterbrochene gelbe Längsstreifen aufwies. Das ganze Versuchsmaterial bestand nur aus zwölf Larven, welche in zwei Portionen, in eine hellere und eine dunklere geteilt wurde. Von jeder Portion wurden dann je drei Larven in das gelbe und in das schwarze Gefäß übertragen. Die Versuche dauerten nur vom 8. V. 1911—27. VI. 1911. „In diesem Zeitraum starb fast die Hälfte der Tiere wegen der großen damals herrschenden Hitze, aber alle schon verwandelt.“ Das Studium der Zeichnung der Versuchstiere ergab nun folgende Resultate:

1. „Sie werden auf dem gelben Untergrunde, sobald sie sich zu verwandeln begingen, mehr gelb gefärbt als die Mutter; die Flecken werden größer, die Streifen haben eine Tendenz zum Zusammenfließen an den beiden Seiten; die Finger werden ebenso reichlicher gelb gefärbt als bei der Mutter.

2. Die Salamanderlarven zeigen auf dem schwarzen Untergrunde eine Vergrösserung der Zahl der gelben Flecke, die etwa nicht durch Vermehrung des Gelb entsteht, sondern durch Zerstückelung der Längsstreifen in Flecke, Verschwinden kleiner mütterlicher Flecke, also überhaupt eine Reduktion des Gelb.“

[1] Vgl. R. F. Fuchs, Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiologie, 3. Bd., 1. Hälfte, 2. Teil, S. 1523.

[2] Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 39, 1914, S. 352.

[3] Biol. Centralblatt, Bd. 34, 1914, S. 339.

Gegen diese Versuche ist nun sowohl von MEGUŠAR[1] wie von FRANZ WERNER[2] der Vorwurf der Unexaktheit erhoben worden; und in der Tat muß man bei der geringen Anzahl der Versuchstiere den gewonnenen Resultaten äußerst skeptisch gegenüberstehen; denn es ist wohl möglich, daß die gelberen Tiere in Gelb von Haus aus die Tendenz zum Gelberwerden hatten und auch auf einem anderen Untergrund dasselbe Farbenkleid angelegt haben würden. Dazu kommt als weiteres, sehr schwerwiegendes Bedenken, daß die abgebildeten Tiere eben ihre Verwandlung hinter sich hatten. Zu einer solchen Zeit ist aber das Farbenkleid des jungen Salamander noch gar nicht ganz ausgefärbt. Wer bürgt uns deshalb dafür, daß die Unterschiede zwischen den Tieren aus Gelb und Schwarz nicht einfach auf zufälligen Unterschieden im Grade der Ausfärbung beruhten, und daß bei Weiterzucht die Tiere aus der schwarzen Umgebung nach voller Ausfärbung nicht ebenso gelb wie die Gelbtiere geworden wären? Das ist ein Einwand, den WERNER und MEGUŠAR nicht einmal bringen.

Trotz dieser Einwände besteht aber doch das zweite Resultat ŠEĆEROVS nach meinen Untersuchungen zu Recht: Die Tiere, welche von der Geburt als Larven an in gelber Umgebung aufgewachsen sind, erhalten im Vergleich zu ihren Geschwistern aus schwarzer Umgebung ein größeres oder geringeres Plus an Gelb, das durch Zusammenfließen der gelben Flecke zustande kommt.

Ganz anders steht es dagegen mit dem ersten Resultat von ŠEĆEROV, nach dem die Tiere aus gelber Umgebung gelber geworden sein sollen als ihre Mütter. Ich gebe hier WERNER vollkommen Recht, der auf Grund der Vergleichung der von ŠEĆEROV gegebenen Abbildungen zu dem Schluß kommt, daß derselbe in diesem Falle einer Selbsttäuschung zum Opfer gefallen ist. In der Tat sieht jeder Betrachter der Figuren deutlich, daß die jungen Tiere aus gelber Umgebung das Gelb zwar in anderer Verteilung als die Mutter aufweisen, daß sie aber keineswegs gelber als die letztere sind.

Blättern wir einmal zurück zu meinen eigenen Versuchen mit gelber und schwarzer Umgebung, so kann man wohl sagen, daß im zweiten Versuch der in Fig. **7a** dargestellte Salamander gelber ist als seine Mutter (Fig. **6a**), daß im dritten Versuch die beiden Tiere, Fig. **10a** und besonders **10b**, auch ihre Mutter (Fig. **9**) an Gelb übertreffen, und daß sicher auch Fig. **16a** und **b** mehr Gelb aufweist als Fig. **15a**, das zugehörige Muttertier, aber es hat auch Fig. **7b** sicher weniger Gelb als Fig. **6a**, und es sind auch die drei jungen Salamander, Fig. **13c**, **d** und **e**, sicher schwärzer als ihre Mutter (Fig. **12a**). Man könnte also höchstens sagen, daß in manchen Fällen das Gelb der Jungen in seinem Ausbildungsgrad über das Gelb der Mutter durch Aufzucht der Larven in gelber Umgebung hinausgesteigert werden kann, aber es wäre auch dieser Schluß sehr voreilig, denn erstens ist der Vater der betreffenden Tiere nicht bekannt, dessen Vererbungstendenzen sich doch auch in dem Farbenkleid der Kinder gezeigt haben können, und zweitens wissen wir nicht, wie das Farbenkleid der Mutter in der Jugend beschaffen war. Dasselbe kann nach meinen Erfahrungen über die postlarvale Veränderung des Farbenkleides des Feuersalamanders in der Jugend sehr wohl gelber gewesen sein als im geschlechtsreifen Alter.

[1] Verh. d. Gesellsch. d. Naturforscher u. Ärzte (85. Vers. zu Wien), 1913, 2. Teil, 1. Hälfte, S. 717.
[2] Biol. Centralblatt, Bd. 35, 1915, S. 176.

Die erste Schlußfolgerung von Šečerov aus seinen Versuchen ist also nicht nur unbewiesen, sondern sie läßt sich nicht einmal beweisen, wenn man nicht alle Stadien der Entwicklung des Farbenkleides der Mutter kennt, oder nicht erst das Endstadium der Zeichnung der Nachkommen abwartet und dieses erst mit dem ausgebildeten mütterlichen Kleid vergleicht.

D. Ist das Resultat der Versuche von Šečerov, v. Frisch und mir als Beweis für die Richtigkeit des Befundes Kammerers anzusehen?

Kammerer führt als Bestätigung seiner Umfärbungsversuche nicht nur in seiner großen Arbeit von 1913, sondern auch in seiner „Allgemeinen Biologie"[1] die Resultate der Experimente Šečerovs an und beruft sich auch auf noch unpublizierte Versuche von v. Frisch, der ebenso wie der erstere Forscher bereits die Larven von der Geburt an der gelben und schwarzen Umgebung aussetzte und nach den Mitteilungen Kammerers dasselbe Resultat wie Šečerov erhalten hat. Ist nun aber die Berufung Kammerers auf diese Versuche als Beweise für die Richtigkeit der seinigen wirklich berechtigt? Ich glaube nicht, behaupte vielmehr, daß seine Versuche, die immer erst mit verwandelten, etwa einjährigen Tieren angestellt wurden, etwas ganz anderes sind als die Experimente von den beiden genannten Forschern und von mir. Der Beweis für diese Behauptung liegt in der Tatsache begründet, daß die Salamanderlarven physiologischen Farbenwechsel zeigen, der den verwandelten Tieren abgeht, wie jeder weiß, der sich einmal mit diesen Tieren beschäftigt hat. Durch diesen physiologischen Farbenwechsel ist nun aber, wie wir oben sehen, die Möglichkeit gegeben, daß infolge der Kontraktion der Melanophoren in gelber und ihrer Expansion in schwarzer Umgebung im ersteren Falle die Ausbildung des Schwarz im Farbenkleid des jungen Salamanders gehemmt und im letzteren gefördert wird.

Vergleichbar miteinander sind selbstverständlich nur Versuche, die mit Material von ganz gleicher Beschaffenheit angestellt werden, eine Bedingung, die nach dem vorigen frisch abgelaichte Salamanderlarven und junge verwandelte Salamander nicht erfüllen.

Kammerer weist nun freilich auf S. 142 seiner Arbeit auf die Möglichkeit hin, der ausgebildete Salamander könne einen versteckten Farbenwechsel besitzen und derselbe könne unserem Auge vielleicht nur wegen der dichten Lagerung des Pigmentes entzogen sein. Ich meine aber, man müsse dann doch einen Unterschied in der Intensität des Schwarz der Salamander auf gelbem und schwarzem Untergrund wahrnehmen, was nicht der Fall ist. Die Angabe Kammerers, er habe am herangewachsenen Salamander „besonders" mit Hilfe des elektrischen Stromes Pigmentbewegungen ausgelöst, beweist jedenfalls nicht, daß sich solche auch durch farbige Untergründe am verwandelten Tier nachweisen lassen. Oder sollten sich Experimente mit letzteren unter den Worten „und dergleichen" verbergen, die er den Worten „besonders durch elektrische Reizung" anfügt? Wäre diese Frage mit „ja" zu beantworten, so hätte er das sicher gesagt, denn für ihn wäre es doch gerade von hoher Wichtigkeit, wenn auch die Chromatophoren des verwandelten Salamanders durch die Farbe der Umgebung noch in den Zustand der Expansion oder Kontraktion versetzt werden könnten.

[1] Stuttgart u. Berlin, Deutsche Verlagsanstalt, 1915, S. 269.

Aber selbst wenn die Annahme eines versteckten physiologischen Farbenwechsels beim ausgebildeten Salamander richtig wäre, würde doch kein identisches Versuchsmaterial bei Verwendung von Larven und verwandelten Tieren vorliegen, denn der Farbenwechsel der letzteren könnte höchstens von geringem Grade sein. Deshalb wäre es gar nicht ausgemacht, daß ein gelber Untergrund, der die aus Larven aufgezogenen Salamander mehr oder weniger gelber macht als die Tiere, welche auf schwarzem Grund aufgewachsen sind, nun auch eine Vermehrung des Gelb beim ausgebildeten Tier herbeiführen muß, hatte doch die gelbe Umgebung sogar auf die Färbung von Tieren mitunter nur wenig Einfluß, die von Anfang ihres extrauterinen Lebens an in Gelb aufgezogen worden waren. Auch ist weiter zu berücksichtigen, daß, vorausgesetzt, daß den verwandelten Salamandern wirklich ein versteckter physiologischer Farbenwechsel zukommt, doch die Folgen eines solchen auf den verschiedenen Altersstadien, die Larven und verwandelte Tiere repräsentieren, verschieden sein können.

Kammerer hat demnach gar kein Recht, sich als Beweis für die Richtigkeit seiner Angaben auf die Befunde von Šećerov und v. Frisch zu beziehen und etwa auch die meinigen in dieser Hinsicht ausnutzen zu wollen.

Seine Annahme vom Vorhandensein eines versteckten physiologischen Farbenwechsels beim verwandelten Salamander benutzt dann Kammerer, um ganz in derselben Weise, wie wir oben die stärkere Gelbfärbung der in gelber Umgebung aufgezogenen Salamander gestützt auf Babáks Resultate erklärt haben, die Resultate seiner Umfärbungsversuche an verwandelten Tieren dem Verständnis näher zu bringen. Er läßt nämlich die dauernde Expansion der Pigmentzellen die Vermehrung derselben begünstigen, dauernde Kontraktion sie hemmen. Sehr sonderbar ist nun, daß er ein paar Seiten weiter vorn (S. 138) bei Besprechung eines scheinbaren Gegensatzes in den Resultaten Fischels[1] und Flemmings[2] in bezug auf die Einwirkung des Lichtes auf die Färbung der Salamanderlarven gerade das Gegenteil behauptet, indem er sagt: „Die Aufklärung ergibt sich aus der Tatsache, daß derselbe Einfluß, der die Chromatophoren anreizt sich zu kontrahieren, also das Tier heller werden zu lassen, bei längerer Einwirkung zu ihrer Vermehrung beiträgt, also schließlich zur Dunkelfärbung führt, und umgekehrt, daß ein Einfluß, der den Farbstoffträgern in den ausgedehnten Erschlaffungszustand überzugehen gestattet, wodurch das Tier dunkel erscheint, mit der Zeit ihre Resorption herbeiführt, also Hellfärbung des Tieres zum Endziel hat.“ Hier bewirkt also dauernde Kontraktion Vermehrung und dauernde Expansion Verminderung der Pigmentzellenzahl; und diese Behauptung wird als Tatsache bezeichnet! Kammerer merkt zwar selbst später diesen sonderbaren Widerspruch in seinen Behauptungen und sucht diesen durch weitere Annahmen zu beseitigen, so daß infolgedessen seine Stellung zu der Beziehung von physiologischem und morphologischem Farbenwechsel höchst verworren wird. Klar

[1] Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47, 1896, S. 719.

[2] Ibidem Bd. 48, 1897, S. 369 u. 690. Es ist übrigens falsch, wenn K. von einem Gegensatz zwischen den beiden Forschern in bezug auf den Einfluß der Wärme spricht. Flemming hat nämlich in seiner zweiten Arbeit die Richtigkeit des Fischelschen Resultates zugegeben, daß die Salamanderlarven in der Kälte dunkel und in der Wärme hell werden. Ein Gegensatz besteht nur in bezug auf den Einfluß des Lichtes, von dem Fischel sagt, daß derselbe auf die Pigmentierung der Salamanderlarven nur sehr gering sei. Der Gegensatz erklärt sich aber vielleicht daraus, daß Flemming den Einfluß einer weißen Umgebung, Fischel dagegen den von verschiedener Lichtintensität untersucht hat.

und wirklich begründet ist dagegen der Standpunkt, der sich auf die Befunde Babáks stützt, daß dauernde Expansion der Chromatophoren ihre Vermehrung begünstigt, dauernde Kontraktion sie hemmt. Sonderbar ist weiter, daß Kammerer zwar, wie bereits erwähnt wurde, auf diese letztere Weise die Umfärbung seiner Salamander auf gelbem und schwarzem Boden zu erklären versucht, daß ihm aber die Konsequenz aus dieser Erklärungsart vollkommen entgangen ist, nämlich daß, die Richtigkeit der letzteren vorausgesetzt, eine weiße Umgebung ebenso wirken müsse wie eine gelbe, denn die Melanophoren der Salamanderlarven kontrahieren sich auf weißer Unterlage erst recht. Es müßte also auch auf weißen Böden das Schwarz reduziert und das Gelb vermehrt werden. Kammerer aber will gefunden haben, daß sich die Ausdehnung der gelben Flecke auf weißen Böden (schneeweißer Glassand oder weißes Papier) nicht verändert, daß aber die gelbe Farbe so ausbleicht, daß sie nach 1½ Jahren ohne den Kontrast der weißen Unterlage und bei ungenauem Hinsehen wirklich weiß erscheint.

Es ist demnach unbedingt notwendig, Salamanderlarven auch in weißer Umgebung aufzuziehen und zu sehen, ob sich auf diese Weise nicht auch eine Vermehrung des Gelb erzielen läßt?

4. Die Beeinflußung des Farbenkleides des jungen Salamanders durch Züchtung der Larven in weißer und dunkler Umgebung.

A. Die Schilderung der Versuche.

a) Der erste Versuch.

Die Mutter, welche das Material zu diesem Versuch lieferte, ist in Fig. **18a** und **b** von der Rücken- und Bauchseite abgebildet. Sie stammt aus der Heidelberger Umgebung und brachte 21 Junge zur Welt, von denen am 5. I. 1917 je sieben in eine gelbe, eine weiße und eine schwarze Schale gebracht wurden. In den beiden ersten Schalen bleichten die Larven sehr bald gleich stark aus, während die Larven in der schwarzen Schale ein dunkles Aussehen bekamen. Die Verwandlung begann in Gelb und Weiß am 15. IV. 1917 und in Schwarz am 9. V. Am 23. V. waren in den beiden hellen Zuchten alle verwandelt, und am 25. V. war dies auch in der schwarzen Schale der Fall. Bis dahin waren mit Ausnahme eines Todesfalles in der letzteren Zucht alle Tiere am Leben geblieben. Mit den jungen verwandelten Salamandern begann aber die Schwierigkeit, da einige von ihnen schlechte Fresser waren, und von den guten Fressern mir drei in Gelb, drei in Schwarz und einer in Weiß an Infektion durch Regenwürmer starben. Deshalb wurde am 14. IX. 1917 der Versuch abgebrochen und alle Tiere konserviert. Eine genaue vergleichende Betrachtung aller abgetöteten oder von selbst gestorbenen Salamander ergab folgendes:

Erstens waren die Tiere aus gelber und weißer Umgebung im Durchschnitt gelber als die aus schwarzer, was sich nicht nur auf dem Rücken, sondern auch an den Flanken zu erkennen gab, und zweitens rührte das Mehr an Gelb in den beiden hellen Zuchten nicht von einer größeren Zahl von gelben Flecken her, die im Gegenteil im Schwarz zahlreicher sein konnten, sondern es war dadurch entstanden, daß die gelben Rückenflecke in gelber und weißer Umgebung mehr Neigung hatten, sowohl in der Querrichtung wie in der Längsrichtung zu verschmelzen, als in der schwarzen Umgebung. Zur Illustrierung des Resultates sind in Fig. **19**a_1, a_2, b_1 und b_2 zwei der

gelbsten Tiere aus der gelben Schale, in Fig. **20** a_1, a_2, b_1 und b_2 zwei der gelbsten Tiere aus der weißen und in Fig. **21** a_1, a_2, b_1 und b_2 die zwei gelbsten aus der schwarzen vom Rücken und Bauch gesehen wiedergegeben, wozu dann noch die Abbildung Fig. **21** c_1 und c_2 von einem der dunkelsten Tiere aus Schwarz kommt. Von dieser Sorte waren in der Schwarzkultur vier Stück vorhanden, in den beiden hellen Kulturen dagegen keine. In diesen letzteren Zuchten überwogen die Exemplare mit einer Verteilung des Gelb, wie sie die Fig. **19** und **20** zeigen, und zwar waren in der gelben Kultur vier und in der weißen fünf davon vorhanden. Eine Vergleichung der Fig. **19** und **20** könnte bei dem Leser vielleicht den Gedanken aufsteigen lassen, daß die jungen Salamander aus der gelben Umgebung noch gelber waren als die aus der weißen, da in den Figuren **19** a_1 und b_1 der erste Rückenfleck mit einem Parotidenfleck in Verbindung steht, doch ist dieser Gedanke falsch, denn hatte man alle Tiere aus Gelb und Weiß vor sich, so hatten die letzteren keineswegs weniger Gelb. Bei einem der nicht dargestellten Exemplare aus Weiß war übrigens auch eine Verbindung des linken Parotidenfleckes mit dem ersten Rückenfleck vorhanden, der sich quer über den Rücken erstreckte und rechts mit einem großen Flankenfleck kommunizierte.

b) Der zweite Versuch.

Zu diesem Versuch wurde als dunkle Umgebung keine schwarze Glaswanne, sondern ein innen dunkles Tongefäß von graubrauner Farbe genommen, während das weiße Gefäß wieder eine innen weiße Steingutschüssel war. Der Versuch wurde am 5. I. 1917 mit je 14 Larven in jedem Gefäße begonnen. Die Mutter der Versuchstiere stammt aus der Heidelberger Umgebung und ist in Fig. **22** abgebildet.

Die Ausbleichung der Larven in der weißen Schale trat auch hier bereits nach ein paar Tagen ein und zwar in sehr ausgesprochenem Grade, so daß der Unterschied zwischen den beiden Kulturen recht bedeutend war. Allerdings bekamen die Larven der Weißkultur, je näher sie der Verwandlung kamen, mehr schwarzes Pigment, so daß auch die allerhellsten unter ihnen am Ende ihres Larvenlebens dunkler waren als zu Anfang, doch blieb trotzdem der Unterschied zwischen der Weiß- und Braunkultur nach wie vor ein großer.

Am 1. VI. 1917 verwandelten sich in der braunen Schale die ersten beiden Larven, während in der hellen erst am 28. VII. die erste Larve die Landform annahm. Am 2. VIII. war in letzterer immer noch erst eine verwandelt und sechs noch nicht, während in der braunen Zucht vier verwandelt waren und drei noch nicht. Auch jetzt waren die Larven in der hellen Schale noch deutlich heller als in der braunen. Man sah außerordentlich deutlich, daß die Ausbildung des Schwarz bei ihnen gehemmt war. Die Larven in brauner Schale verwandelten sich im August schließlich alle, doch gingen am 1. IX. alle bis auf zwei Stück infolge einer Infektion durch Regenwürmer zugrunde. In dem weißen Gefäß waren dagegen selbst am 10. IX. immer noch zwei Stück nicht zu Landtieren geworden, doch trat die Verwandlung dann bald ein. An den jungen verwandelten Tieren sah man außerordentlich deutlich die Hemmung der Schwarzfärbung, indem Stellen noch ganz blaß aussahen, die später schwarz wurden. Selbst am 14. I. 1918 sah man an drei Stück der überlebenden fünf Tiere der Weißkultur noch deutlich an bräunlichen Stellen die Hemmung der Bildung von Melanophoren.

Am 27. III. 1918 wurden die fünf überlebenden jungen Salamander aus dem weißen Gefäß gezeichnet. Sie sind in Fig. **23a—e** abgebildet. Die schmutzigen Stellen in den Zeichnungen stellen an Flanken und Rücken gelbe Flecke dar, die nicht leuchtend gelb, sondern mehr schmutzig-gelb waren. Diese schmutzig-gelbe Farbe ist an den Flanken immer eine Vorstufe der gelben. An den Extremitäten sind dagegen die schmutzig gezeichneten Stellen Orte mangelhafter Melaninbildung.

Zum Vergleich mit diesen fünf Tieren aus Weiß sind in Fig. **24a—e** fünf aus Braun dargestellt worden, in **a** und **b** die beiden einzig überlebenden Exemplare und in **c—e** drei von den am 1. IX. 1917 gestorbenen Tieren. Letztere zeigen auch noch einige kleine schmutzig gefärbte Stellen, Anzeichen, daß sie noch nicht vollständig ausgefärbt waren. Da aber solche Stellen auch in der Weißkultur noch vorkommen, wie wir eben sahen, so sind die beiden Figurenreihen trotz dieser Stellen wohl miteinander zu vergleichen. Es ergibt dieser Vergleich, daß die Tiere aus der braunen Umgebung mehr, aber kleinere gelbe Flecke als die aus weißer besitzen, welche letztere als Ganzes betrachtet entschieden heller erscheinen als die Tiere aus Braun. Auch die Flanken, die Köpfe und Gliedmaßen sind bei den letzteren dunkler gefärbt als bei den Tieren aus Weiß.

c) Der dritte Versuch.

Das Material stammt von einer längsgestreiften Mutter, welche aus Holzminden bezogen worden war und in Fig. **25a** und **b** von der Rücken- und Bauchseite abgebildet ist. Ich habe die Abbildung der Bauchseite mit beigefügt, weil von dieser aus die Färbung der Flanken besser zu sehen ist als vom Rücken aus, von wo aus man nur diejenigen Flankenflecke erkennen kann, welche sich ziemlich weit nach der Dorsalseite hinauf erstrecken. Der Versuch wurde am 30. XI. 1917 begonnen, an welchem Tage freilich erst je drei Larven in das weiße und schwarze Versuchsgefäß hineingebracht werden konnten. Ihre Zahl stieg aber durch weitere Ablagen bis zum 15. XII. auf 22 in jeder Glaswanne.

Auch in dieser Versuchsreihe stellte sich ein sehr großer Unterschied zwischen der Schwarz- und Weißkultur ein, wenn auch zum Teil bedeutende individuelle Differenzen in beiden Zuchten zu beobachten waren. Die Verwandlung setzte in beiden Gefäßen erst Ende April ein. Am 27. IV. 1918 waren in der Schwarzkultur erst ein und in der Weißkultur zwei Stück verwandelt. Am 14. V. waren in Weiß sieben Larven zu Landtieren geworden und vierzehn noch nicht, in Schwarz dagegen drei und 14 noch nicht. Die Zahl der ausgebildeten Salamander nahm dann immer mehr zu, so daß seit Mitte September in jeder Kultur nur noch eine Larve vorhanden war. Diese behielten noch lange hartnäckig ihre larvale Ausbildung, obgleich das definitive Salamanderfarbenkleid schon in der Anlage bei ihnen zu sehen war und zwar in der Weise, daß das Gelb bei der Larve in Weiß, das Schwarz bei der in Schwarz vorherrschte.

Um einen Begriff von der Differenz des Farbenkleides aller Larven in beiden Kulturen zu geben, füge ich hier (Fig. 26) die Photographie von je sechs Larven aus der weißen und schwarzen Schale bei. Sie sind mit Acetonchloroform betäubt und in einer Glasschale aufgenommen worden, welche durch eine Glasplatte in zwei Abteilungen geteilt worden war. Die Photographie gibt einigermaßen richtig den großen Unterschied zwischen den beiderlei Larvensorten wieder, doch ist zu beachten, daß der Rücken der Tiere aus

Weiß zum Teil schon sehr schön gelb gefärbt war, daß aber auf der anderen Seite auch bei einigen Schwarztieren die gelben Rückenflecke, die allerdings viel geringere Ausdehnung als bei den Weißtieren aufwiesen, durch die dunkle Larvenfärbung hindurchschimmerten.

Da ich mich bei diesem Versuche besonders mit der Beziehung von physiologischem und morphologischem Farbenwechsel beschäftigt habe, so will ich mich hier etwas näher damit befassen und zunächst einmal erörtern, woran das Hellwerden der Salamanderlarven in gelber und weißer Umgebung liegt. Über die Verfärbung der Salamanderlarven durch äußere Faktoren hat, abgesehen von Flemming[1], auch schon Fischel[2] einmal in einer Arbeit berichtet, welche den Einfluß der Temperatur auf die Färbung nachweisen sollte. Dieser Einfluß der Temperatur besteht zwar, wie Flemming[3] bestätigte, zu Recht, da aber Fischel seine Wärmekulturen in Porzellanschalen bei einer Zimmertemperatur von 15⁰—18⁰ hielt, so sind die Veränderungen, die er beobachtete, ohne weiteres mit denen zu vergleichen, welche ich an den Larven meiner Gelb- und Weißkulturen während der Sommermonate machte. Zum Verständnis des folgenden ist es zunächst nötig, im Anschluß an Fischel eine Aufzählung der verschiedenen Arten von Pigmentzellen in der Salamanderhaut zu geben. Erstens findet sich in den Zellen der Epidermis selbst ein bräunliches bis schwarzes Pigment in feinen Körnchen vor. Wir wollen es als Epidermispigment bezeichnen. Sodann liegen unter der Epidermis, zum Teil zwischen die Zellen derselben eingekeilt, pyramidenförmige Zellen, von deren Ecken verzweigte Ausläufer ausgehen, welche sich in die Zwischenräume zwischen den Epithelzellen hineinerstrecken und epitheliale Pigmentzellen heißen. Das Pigment derselben ist gewöhnlich schwarz, doch kommen gelegentlich auch Zellen mit einem helleren Pigment vor. Unter der Schicht der epithelialen Pigmentzellen folgen dann die großen reich verzweigten und ein dichtes Netzwerk bildenden Cutispigmentzellen. Diese bisher genannten drei Sorten von Zellen enthalten Melanin. Es gibt nun aber noch auch schon bei den Larven eine andere Sorte von Chromatophoren, welche im auffallenden Lichte weiß oder gelblich-weiß aussehen und welche nach Fischels Ansicht vielleicht die Vorstufen der Xanthophoren der erwachsenen Tiere sind. Er führt als Beweis dafür die Tatsache an, daß sie sich besonders an den Stellen der Larven reichlich vorfinden, an denen später die gelben Flecke auftreten. Ich habe mich an Larven, welche der Verwandlung nahe waren, überzeugt, daß diese Deutung der hellen Pigmentzellen der Larven das Richtige trifft. Aus ihnen gehen also die Xanthophoren der verwandelten Tiere hervor, deren gelbes Pigment ein Lipochrom ist.

Auf was für Pigmentveränderungen ist nun das Hellwerden der Salamanderlarven in gelber oder weißer Umgebung zurückzuführen? Fischel konstatierte bei seinen hell gewordenen Larven erstens eine sehr starke Reduktion des Epidermispigmentes und sodann eine vollständige Kontraktion der epithelialen und der Cutispigmentzellen. Sonderbarerweise hatte aber früher Flemming das Ausbleichen der Larven in weißen Schalen im Gegensatz hierzu hauptsächlich „auf einen pigmentzerstörenden Einfluß des hellen weißen Lichtes“ zurückgeführt, „da man die Pigmentzellen an den hell gewordenen Larven in etwa ebenso großer Zahl verästelt findet wie bei den dunklen Tieren.“

[1] Arch. mikrosk. Anat. Bd. 48, 1897, S. 369.
[2] Ibidem Bd. 47, 1896, S. 719.
[3] Ibidem Bd. 48, 1897, S. 690

Es ist nun aber sehr leicht, durch Betrachtung der Larven mittels des binokularen Mikroskops diese Behauptung Flemmings als falsch nachzuweisen. Wohl finden sich auch an hellen Larven vereinzelt Stellen, an denen die Melanophoren nicht maximal kontrahiert, ja sogar expandiert sind, wohl reagieren die einzelnen Exemplare eines Wurfes und natürlich erst recht Exemplare verschiedener Würfe oftmals in sehr differentem Grade auf die helle Umgebung, aber stets ergibt sich, daß der Grad der Aufhellung abhängig ist von der Zahl und dem Grade der kontrahierten epithelialen und Cutispigmentzellen. Sind wenig schwarze Pigmentzellen kontrahiert und ist der Grad der Kontraktion gering, so erscheinen die Larven in weißer Umgebung dunkel, auch wenn ihr Epidermispigment an Menge reduziert ist, und die Larven im Vergleich mit Kontrolltieren aus schwarzer Umgebung doch etwas heller erscheinen als letztere. Wohl erfolgt auf weißem Untergrund eine Reduktion der Menge des Epidermispigmentes, aber die starke Aufhellung der Larven kommt auf Rechnung der Kontraktion der beiderlei Sorten von Melanophoren.

Wie steht es nun mit den hellen Pigmentzellen der Larven, die auf weißem Grunde großgezogen werden? Aus den beiden Abbildungen, welche Fischel von einer ausgebleichten und einer dunklen Larve gibt, ist zu ersehen, daß diese Zellen bei beiden Larvensorten expandiert sind. Weiter hat aber derselbe Forscher auch bemerkt, daß diese hellen Pigmentzellen „bei den hellen Larven in viel reichlicher Menge und Verzweigung" vorkommen. Er führt das darauf zurück, daß sie „bei den schwarzen Larven offenbar durch die reichen Fortsätze der schwarzen Pigmentzellen verdeckt werden." Ich habe mich an meinen Larven sicher überzeugt, daß diese Erklärungsweise nicht ausreicht, daß vielmehr die hellen Pigmentzellen bei den hellen Larven tatsächlich an Zahl im Vergleich zu den Larven in schwarzer Umgebung vermehrt sind. Wohl kommen auch bei den hellen Larven Individuen mit verhältnismäßig wenig und unter den schwarzen solche mit verhältnismäßig viel hellen Pigmentzellen vor, aber im großen und ganzen sind die Larven in heller Umgebung reicher an solchen Zellen als die in dunkler, selbst wenn die ersteren auf dem weißen Untergrund gar nicht sehr gebleicht sind, also gar nicht stark kontrahierte Melanophoren aufweisen. Fischel führt das eigentümliche glasartige Aussehen der hellen Larven auf das deutlichere Hervortreten der hellen Pigmentzellen zurück. Das ist aber nicht richtig, denn ich habe bei hellen Larven zum Teil weniger solche helle Pigmentzellen aufgefunden als bei viel dunkleren Larven auf weißem Untergrund. Das gelblich glasartige Aussehen der hellen Tiere kommt einfach daher, daß infolge der Kontraktion der Melanophoren die tieferliegenden Gewebe durch die helle Haut durchscheinen.

Ich habe schon wiederholt erwähnt, daß sowohl in den Gelb- wie in den Weißkulturen auch bei den hellsten Individuen mit zunehmendem Alter eine Vermehrung des Schwarz namentlich an den Seiten des Körpers und an den Extremitäten stattfand. Jetzt kann ich hinzufügen, daß an solchen ursprünglich hellen Stellen zuerst das Epidermispigment und die Zahl der epithelialen Pigmentzellen sich vermehrt. Unter solchen grau erscheinenden Stellen liegen zu Anfang nur wenige Cutispigmentzellen. Erst wenn sich letztere vermehrt haben, werden die Stellen ausgesprochen schwarz.

Hier ist auch der Ort, um auf die interessante Beziehung zwischen dem Epidermispigment und den epithelialen Pigmentzellen einerseits und den gelben Flecken des verwandelten Salamanders zu sprechen zu kommen. Leydig[1] hat zuerst darauf hingewiesen,

[1] Arch. mikr. Anat. Bd. 12, 1876, S. 147.

daß beim Feuersalamander durchweg jene Epidermiszellen frei von Pigment sind, welche über den gelben Flecken hinziehen. Ich kann dies bestätigen und hinzufügen, daß nicht nur die Epidermis an diesen Stellen frei von Pigment ist, sondern daß über den gelben Flecken auch die epithelialen Pigmentzellen, welche über den Xanthophoren liegen, verschwunden sind. Infolge dieser Sachlage treten an uns die Fragen heran, ob hier ein Kausalzusammenhang vorliegt, und ob die hellen Stellen der Epidermis oder die gelben Flecke das primäre sind? Existiert kein Kausalzusammenhang zwischen den beiden Prozessen, so wäre das Übereinanderzuliegenkommen von pigmentfreier Epidermis und gelben Flecken begründet durch die Konfiguration des Ganzen, es läge also hier ein Fall von Selbstdifferenzierung im Rouxschen Sinne vor. Handelt es sich aber um abhängige Differenzierung, so sind zwei Möglichkeiten denkbar: es können erstens die pigmentfreien Epidermispartien das primäre sein und bestimmen, daß sich unter ihnen die gelben Flecke anlegen, oder es können zweitens letztere zuerst auftreten und dann das Verschwinden des dunklen Pigmentes über ihnen veranlassen.

Es läßt sich nun zunächst beweisen, daß hier ein Kausalzusammenhang, also abhängige Differenzierung oder in meinem Sinne eine formative Reizwirkung des einen Teiles auf den anderen, vorliegt. Wir haben nämlich gesehen, daß durch den Einfluß gelber oder weißer Umgebung die gelben Flecke auf dem Rücken vergrößert werden können. Geschähe das Entpigmentieren der Epidermis über den gelben Flecken unabhängig von den letzteren, so müßten im Experimentalfalle die vergrößerten gelben Rückenflecke zum Teil unter pigmentierter Epidermis liegen. Da dies aber, falls wirklich die Ausfärbung der jungen Salamander vollendet ist, nicht der Fall ist, so ist die kausale Abhängigkeit des einen Prozesses von dem anderen bewiesen.

In welcher Richtung findet nun aber diese Abhängigkeit statt? Untersucht man die Epidermis von dunklen Salamanderlarven, so findet man, daß dieselbe keineswegs gleichmäßig pigmentiert ist, denn es finden sich zwar Stellen, wo das Pigment in den Epidermiszellen gehäuft ist, dann aber auch andere, wo es in geringerer Menge, und endlich solche, wo es überhaupt nicht mehr wahrzunehmen ist. Es wäre also denkbar, daß die gelben Flecke sich nur unter den hellen Epidermisstellen entwickeln können. Die Untersuchung der Larven ergibt aber, daß das nicht richtig ist. Die gelben Flecke können nämlich unter pigmentierter Epidermis angelegt werden und bringen dann erst das über ihnen liegende Epidermispigment und die epithelialen Pigmentzellen zum Schwund. Das zeigt sich sehr schön an Larven aus schwarzer Umgebung, welche in Verwandlung begriffen sind. Man sieht da die gelben Flecke unter der pigmentierten Epidermis und den epithelialen Pigmentzellen angelegt, wovon das schmutzige Aussehen der gelben Flecke gleich nach der Verwandlung herrührt. Erst allmählich schwinden dann das Pigment in den Epidermiszellen und die epithelialen Pigmentzellen, und erhalten auf diese Weise die gelben Flecke ihre leuchtende Farbe.

Auf welche Weise verursachen nun die gelben Flecke die Reduktion des dunklen Pigmentes über ihnen? Man könnte da daran denken, daß es das von der gelben Chromatophoren reflektierte Licht ist, welches diesen Schwund herbeiführt, und man könnte sich dabei darauf berufen, daß nach unseren Resultaten die helle Umgebung das Epidermispigment zur Reduktion und die epithelialen Pigmentzellen zur Kontraktion bringt, deren Dauer vielleicht den Schwund dieser Zellen herbeiführen könnte. Diese naheliegende

Überlegung ist aber deshalb falsch, weil die Epidermis über den gelben Flecken auch in Dunkelheit pigmentfrei wird. Es liegt hier also ein ähnliches Verhältnis vor, wie bei der Aufhellung der pigmentierten Amphibienhaut durch die darunter liegenden Augenblasen und ihrer auf diese Weise erfolgenden Umwandlung in die Cornea der Augen.

Ich habe auch versucht, die Anzahl der Melanophoren an entsprechenden Stellen an Schwarz- und Weißlarven festzustellen, doch stößt man dabei bei den Schwarztieren auf unüberwindliche Schwierigkeiten. So zählte ich z. B. an den rechten Kiemenbüscheln einer Weißlarve etwa 94 schwarze Pigmentzellen, während deren an einer Schwarzlarve soviele vorhanden waren, daß ihre Zahl nicht festzustellen war. Übrigens waren auch bei der Larve in Weiß nicht alle Melanophoren kontrahiert, sondern manche auch expandiert, eine Erscheinung, die auch schon viel früher, als die Larven noch nicht so alt waren, konstatiert werden konnte.

Weiter habe ich von je zwei alten Larven aus der Weiß- und der Schwarzkultur den rechten Hinterfuß abgeschnitten und zu Präparaten verarbeitet, und zwar wählte ich aus jeder Kultur je eine dunklere und eine hellere Larve. Der Unterschied zwischen einer Pfote eines Schwarztieres und eines entsprechenden Weißtieres in bezug auf die Dunkelfärbung durch Melanophoren war geradezu kraß, und man konnte deutlich feststellen, daß die Füße der Schwarztiere nicht etwa nur deshalb dunkler aussahen, weil ihre Melanophoren sich viel mehr expandiert hatten, sondern daß sie auch mehr schwarze Pigmentzellen aufwiesen als die Füße der Weißtiere, die an manchen Stellen gar keine solchen Zellen aufwiesen, während die Schwarztiere daselbst solche besaßen. Übrigens waren auch bei den Weißtieren nicht alle Melanophoren maximal kontrahiert, sondern zum Teil auch expandiert, wenn auch nicht in dem Maße wie bei den Tieren aus der schwarzen Umgebung.

Die gelben Chromatophoren konnten an den Präparaten der abgeschnittenen Beine durch starkes auffallendes Licht sichtbar gemacht werden. Sie reflektierten dasselbe im hohen Grade und erstrahlten in einem hellen weißlich-gelblichen Licht. Auf die Weise konnte konstatiert werden, daß dieselben bei den Weißtieren mehr an Zahl und viel stärker expandiert waren als bei den Schwarztieren.

Es ist also gar keine Frage, daß die Bildung der schwarzen Pigmentzellen durch die weiße Umgebung gehemmt, die der gelben dagegen gefördert wird. Abgesehen von der Zahl der hellen Chromatophoren und der damit zusammenhängenden bedeutenderen Größe der gelben Flecke resp. ihrer Anlagen zeigt sich das übrigens auch in dem Zeitpunkt des Auftretens der gelben Farbe, das in den Hellkulturen durchschnittlich früher erfolgt als in den Schwarzzuchten.

Wenden wir uns jetzt nach diesem langen Exkurs über die Beziehung zwischen physiologischem und morphologischem Farbenwechsel der Betrachtung der verwandelten Salamander zu, so ergibt sich, daß sich zwar unter den Schwarztieren auch einige recht gelbe Exemplare vorfinden, daß aber trotzdem im großen und ganzen die Tiere aus der weißen Umgebung gelber geworden sind als die aus der schwarzen, was sich nicht nur an der Rücken-, sondern auch an der Flankenfärbung deutlich zu erkennen gibt, wie folgende Tabellen zeigen.

I. Rückenfärbung.

	Tiere mit kontinuierlichem, medianen gelben Rückenstreifen höchstens mit einigen schwarzen Flecken in Mittellinie	Tiere mit schwarzer Mittellinie, die vom Kopfe bis mindestens zu den hinteren Extremitäten reicht
Weiß . . .	8 Stück	3 Stück
Schwarz .	4 Stück	8 Stück, davon zwei mit unregelmäßig zerstreuter Fleckenzeichnung

II. Flankenfärbung.

	Tiere mit ganz gelben Flanken	Tiere mit fast ganz gelben Flanken
Weiß . . .	5 Stück	6 Stück
Schwarz .	0	3 Stück (die übrigen 9 Stück mit wenig Gelb an den Flanken)

Obgleich die Tabellen deutlich genug sprechen, will ich doch auch noch einige Abbildungen von Weiß- und Schwarztieren geben und zwar aus jeder Kultur drei, die in die erste und drei, die in die zweite Rubrik der ersten Tabelle gehören. Die jungen Salamander aus der Weißkultur sind in Fig. 27**a—f** und die aus der Schwarzkultur in Fig. 28 **a—f** dargestellt. Die Versuchsreihe gehört zwar nicht zu meinen besten, denn auch in der Schwarzkultur sind einige recht gelbe Tiere mit kontinuierlichem gelbem Band in dorsaler Mittellinie vorhanden, sie läßt aber trotzdem den großen Unterschied in bezug auf die Menge und die Anordnung des Gelb zwischen den zwei Sorten von jungen Salamandern erkennen. Hierbei ist noch zu beachten, daß solche Tiere, wie sie in Fig. 28**d—f** dargestellt sind, in der Weißkultur überhaupt nicht vorkamen, und daß ich aus der Schwarzkultur auch noch zwei dunklere Tiere hätte abbilden können, die an Stelle der beiden Reihen von gelben Flecken unregelmäßig zerstreute auf dem Rücken aufwiesen.

d) Der vierte Versuch

war der allerschönste und lieferte ein außerordentlich deutliches Resultat, obgleich mir dabei in der weißen Kultur die schönsten gelben Tiere zugrunde gingen. Die Mutter der verwendeten Larven stammt ebenfalls aus Holzminden, war aber etwas weniger gelb als die vom dritten Versuch, wie die beiden Fig. 29**a** und **b** und ihr Vergleich mit Fig. 25 **a** und **b** zeigt. Der Versuch wurde am 1. XII. 1917 begonnen und zwar mit 13 Larven in einer weißen Steingutschüssel und 15 in einer schwarzgestrichenen Glaswanne. Wie immer trat auch in diesem Falle eine Aufhellung der Larven in Weiß und eine Verdunkelung in Schwarz ein. Wie alle Winterkulturen brauchten auch diese lange bis zur Verwandlung, was an der niedrigen Temperatur des nur sehr schwach geheizten Zuchtraumes liegt. Selbst Ende April 1918 war noch keine Larve verwandelt. Der Unterschied zwischen der Schwarz- und der Weißkultur war auch damals noch außerordentlich groß. Betrachtete man beiderlei Larven auf weißem Grunde, so sahen die aus der schwarzen Schale ganz schwarz, die aus weißer dagegen ganz hell aus. Letztere wiesen außerdem damals schon recht viel Gelb auf dem Rücken auf. Im Mai begann dann die Verwandlung, die dann rasch von statten ging und im Juni in der Schwarzkultur vollendet war,

während in der Weißkultur eine Larve, die von Geburt an ein sehr ungeschickter Fresser war, noch lange Larve blieb und selbst jetzt am 15. X. 1918, wo ich diese Zeilen schreibe, noch nicht an die Verwandlung zu denken scheint. Sie hat im Laufe der Zeit an den Seiten ziemlich viel schwarzes Pigment entwickelt, während die Mitte des Rückens vom Kopf bis auf den Schwanz hell geblieben ist. Im Mai, als bei den meisten ihrer Geschwister die Verwandlung einsetzte, trat in der Kultur in weißer Umgebung leider ein großes Unglück ein, indem, wie schon erwähnt, sechs Stück der schönsten hellen Tiere starben. Sie waren alle der Verwandlung nahe und deshalb in ein besonderes Gefäß mit wenig Wasser gebracht worden. Darin war nun eines der Tiere gestorben und hatte damit den Tod der anderen verursacht, wozu die damals gerade hohe Zimmertemperatur mit beitrug. Auch in der Schwarzkultur gingen mir einige Tiere bei der Verwandlung oder kurz nachher ein. Vergleicht man diese mit den ebenfalls in Alkohol aufbewahrten gestorbenen Tieren aus Weiß, so ergibt sich ein riesiger Unterschied, denn die Tiere aus Schwarz sind, obgleich man auch bei ihnen die angelegten gelben Flecke erkennen kann, namentlich auch an den Seiten viel dunkler gefärbt als die Exemplare aus Weiß, die eine außerordentlich große Hemmung der Melanophorenentwicklung erkennen lassen. Wie ich aber schon früher betont habe, ist der Unterschied zwischen den Salamandern in Verwandlung oder den eben metamorphosierten jungen Tieren noch nicht als das definitive Resultat der verschiedenen Versuchsbedingungen anzusehen, sondern ist erst die vollständige Ausfärbung der Tiere abzuwarten.

Betrachten wir also jetzt die ausgefärbten jungen Salamander. In Fig. **30a—e** sind die fünf Tiere aus der weißen Umgebung abgebildet. Geradezu wunderbar schöne gelbe Tiere sind die beiden ersten der Reihe. Auch ihre Flanken waren ganz gelb bis auf eine schwarze Stelle an der Basis des linken Hinterbeines des ersten Exemplares. Das dritte zeigt zwar am Kopfe, an den Extremitäten und in der Lendengegend etwas mehr Schwarz, besaß aber auch ganz gelbe Flanken. Bei dem vierten Tier ist zwar der breite gelbe Rückenstreifen von dem Gelb des Kopfes beiderseits durch ein breites schwarzes Band abgetrennt, doch ist es auch so noch sehr gelb, zumal auch die Flanken bis auf kleine Stellen an den Basen der Beine ganz gelb gefärbt sind. Ähnlich wie das vierte ist das fünfte Exemplar gezeichnet, doch hat es noch etwas mehr Schwarz. Der gelbe Rückenstreifen zeigt hier übrigens bereits eine sekundäre Einschmelzung des Gelb am Ende des Rumpfes. Auch die Flanken waren hier weniger gelb als in den vorigen Fällen, aber immerhin noch zu etwa $^2/_3$ ihrer Ausdehnung gelb gefärbt.

Betrachten wir nun die acht überlebenden Tiere aus der Schwarzkultur, welche in Fig. **31a—h** dargestellt sind, so sieht man, daß unter diesen zwar auch recht gelbe Individuen wie namentlich das in Fig. **31a** dargestellte vorkommen, welches vielleicht etwas mehr Gelb auf dem Rücken als das dunkelste der Weißtiere hat, daß aber trotzdem die Schwarztiere als Ganzes betrachtet weniger Gelb aufweisen als die Tiere aus der weißen Umgebung. Ja sogar das dunkelste der letzteren (Fig. **30e**) übertrifft das gelbste der ersteren in bezug auf die Flankenfärbung. Dieses Exemplar der Tiere aus Schwarz (Fig. **31a**) hatte aber immer noch am meisten Gelb an den Flanken, denn es waren dieselben zu etwa $^1/_2$ ihrer Ausdehnung mit gelben Flecken bedeckt. Die Flanken des in Fig. **31g** abgebildeten Tieres waren sogar ganz schwarz, und in Fig. **31c** waren an den sonst ganz schwarzen Flanken nur ein paar kleinere Pünktchen vorhanden. Man könnte vielleicht einwenden, daß der Unterschied nur deshalb so groß zwischen der Weiß- und

der Schwarzkultur ausgefallen ist, weil in der ersteren sechs Larven bei der Verwandlung gestorben waren, und die jungen Salamander, welche daraus sich entwickelt hätten, vielleicht das ganze Bild zu Ungunsten der Weißkultur hätten verschieben können. Ich kann aber an der Hand der gestorbenen Tiere und ihrer Färbung behaupten, daß das sicher nicht eingetreten wäre, sondern daß im Gegenteil aus den gestorbenen sogar recht gelbe Salamander hervorgegangen wären, denn man kann dies schon beurteilen, wenn das Farbenkleid noch nicht ganz ausgefärbt ist.

Wenn man die Fig. **30a** und **b** und **31g** und **h** mit der Abbildung des Muttertieres (Fig. **29**) vergleicht, so könnte man sich vielleicht veranlaßt fühlen, zu sagen, daß man durch Züchtung in Weiß die Nachkommen gelber und durch Züchtung in Schwarz schwärzer als die Mutter machen kann, doch läßt sich das leider zurzeit nicht sicher behaupten, wie wir schon vorn S. 19 auseinandergesetzt haben, als wir die Resultate der Schwarz-Gelbkulturen diskutierten.

Bis jetzt steht als sicheres Resultat des Versuches nur fest, daß die jungen Salamander, welche von der Geburt an in weißer Umgebung aufgewachsen sind, im großen und ganzen mehr Gelb auf dem Rücken und an den Flanken aufweisen als ihre Geschwister in schwarzer Umgebung, und daß die stärkere Gelbfärbung des Rückens dadurch erzielt wird, daß die gelben Flecke in weißer Umgebung mehr die Neigung haben, in der dorsalen Mittellinie zu verschmelzen als in schwarzer, wo immerhin eine solche Verschmelzung auch nicht ganz fehlt.

e) Der fünfte Versuch.

Zu diesem, ebenfalls sehr schönen Versuch wurden die Nachkommen eines recht gelben Weibchens aus Holzminden benutzt, das nach dem Spirituspräparat in Fig. **32a** und **b** von der Rücken- und, damit auch die Flanken deutlich sichtbar sind, von der Bauchseite photographiert worden ist. Das Tier setzte am 21. I. und 22. I. 1918 33 Larven ab, die, da keine weiteren erschienen, am 24. I. auf eine weiße und eine schwarze Schale so verteilt wurden, daß in die erstere 16 und in die zweite 17 Stück Larven kamen. Wie in allen Kulturen stellte sich auch hier in der weißen Umgebung Ausbleichung und in der schwarzen Verdunkelung der Versuchstiere ein, die sich Mitte April zu verwandeln begannen. Am 27. IV. 1918 waren in der Weißkultur bereits zehn verwandelt und fünf noch nicht, während in der Schwarzkultur noch alle unverwandelt waren. Man konnte an den recht kleinen Salamandern aus Weiß schon recht deutlich sehen, daß sie sehr gelb werden würden, obgleich das Gelb noch nicht leuchtend, sondern schmutzig aussah. Am 19. V. hatten in Weiß alle die Metamorphose hinter sich; es waren 15 Stück. Im Schwarz dagegen waren erst sechs verwandelt und zehn noch nicht. Am 26. VI. betrug das Verhältnis der verwandelten zu den unverwandelten 9:6; und selbst am 10. IX. hatten immer noch drei Stück das Wasser nicht verlassen. Da sie auch jetzt im Oktober noch darin sind, werden sie wahrscheinlich den ganzen Winter über Larven bleiben, was gar nicht selten in meinen Kulturen vorkam.

Während am 26. VI. die jungen verwandelten Tiere in der weißen Schale alle einen schönen gelben Rücken aufwiesen, war das in der schwarzen nur bei zwei Stück der Fall; und auch diese glichen noch nicht ganz den schönen gelben Tieren aus der Weiß-

kultur. Leider gingen mir von den 15 Stück der letzteren durch Flucht durch einen Spalt zwischen Glasdeckel und Schalenwand acht Stück verloren, so daß schließlich nur noch sieben Stück vorhanden waren. Dieselben sind in Fig. **33a**—g abgebildet und in Fig. **34 a**—g zum Vergleich dazu die vier gelbsten und die drei dunkelsten Tiere aus der Schwarzkultur, in welcher sich noch zwölf junge Salamander vorfinden.

Ein Vergleich der beiden Bilderreihen läßt deutlich erkennen, daß die Tiere aus der weißen Umgebung im Durchschnitt ausgesprochen gelber sind als die aus schwarzer, obwohl in letzterer auch einige schöne gelbe Tiere vorkommen. Aber auch diese schönen gelben Salamander aus der Schwarzkultur stehen fast allen der Gelbkultur in bezug auf ihre Gelbfärbung nach, denn man sieht bei vier Exemplaren der Weißkultur die gelben Rückenstreifen durch eine oder mehrere Brücken mit den gelben Streifen an den Flanken in Kommunikation stehen, was bei keinem einzigen der Schwarztiere der Fall ist. Und Tiere gar, wie sie die Fig. **34e**—g darstellen, sind vergeblich unter den Weißtieren zu suchen. Dabei ist noch zu beachten, daß die letzteren sich zum großen Teil früher verwandelt hatten als die Schwarztiere, also älter als diese waren. Wie wir in einem späteren Kapitel sehen werden, nimmt nämlich mit dem Alter auch in heller Umgebung das Schwarz sekundär zu, und diese sekundäre Vermehrung hatte bei den Weißtieren bereits eingesetzt. Das sieht man an dem Auftreten der schwarzen Mittellinie, die bei den Weißtieren erst an einigen Stellen einen tief schwarzen, sonst aber einen mehr grauen Farbenton aufweist.

Um den Unterschied zwischen den beiden Kulturen recht deutlich hervortreten zu lassen, will ich noch zwei Tabellen anführen, die am 10. IX. 1918 angefertigt wurden, als in der Weißkultur noch neun Tiere vorhanden waren.

I. Rückenfärbung.

	Tiere mit nur kleinen schwarzen Flecken auf gelbem Rücken	Tiere mit unterbrochenem schwarzen Mittelstreifen, aber ununterbrochenen gelben Seitenrückenstreifen	Tiere mit einheitlichem oder unterbrochenem schwarzen Mittelstreifen, der mit schwarzen Seitenstreifen an einer oder mehreren Stellen kommuniziert, so daß also die gelben Seitenrückenstreifen in einzelne Flecke zerlegt sind
Weiß . .	2	5	2 (beide mit gelben Querbinden)
Schwarz .	0	1	11 (nur 5 mit gelben Querbinden, also unterbrochenem schwarzem Mittelstreifen)

II. Flankenfärbung.

	Tiere mit ganz oder fast ganz gelben Flanken	Tiere mit wenig Gelb an den Flanken	Tiere mit ganz schwarzen Flanken
Weiß . .	6	3	0
Schwarz .	0	9 (z. T. mit sehr wenig Gelb)	3

Aus einer Betrachtung der beiden Tabellen geht auf das deutlichste hervor, daß die jungen Salamander, die von Geburt an in weißer Umgebung aufgezogen worden sind, im Durchschnitt gelber sind als ihre Geschwister aus schwarzer Umgebung.

Bei diesem und den beiden vorhergehenden Versuchen ist es immerhin auffallend, daß trotz des deutlichen Unterschiedes zwischen den beiden Kulturen doch auch in der Schwarzkultur einige recht gelbe Tiere vorkamen. Dieser Befund erklärt sich vielleicht dadurch, daß bei allen drei Versuchen das Material von Müttern mit reichlich Gelb stammte, und daß vielleicht diese letzteren in ihrer Jugend in ihrer mittleren Dorsalregion mehr Gelb aufwiesen, also im ganzen noch gelber waren als im späteren Leben. Diese Vererbungstendenzen der Mutter machten sich dann auch noch an ihren Nachkommen in schwarzer Umgebung einigermaßen geltend.

B. Das Gesamtresultat und seine Beziehung zu dem S. 17 gemachten Erklärungsversuch der Wirkung von gelber und schwarzer Umgebung auf das Salamanderfarbenkleid.

Als Gesamtergebnis der Versuche mit weißer und dunkler Umgebung hat sich also herausgestellt, daß die jungen Salamander in der weißen Umgebung im Durchschnitt mehr Gelb auf Rücken und an Flanken besitzen als die aus dunkler, speziell schwarzer Umgebung. Dieses Mehr an Gelb auf dem Rücken der Weißtiere kam durch Zusammenfließen der gelben Flecke namentlich in der dorsalen Mittelregion zustande, und es konnte dieses Zusammenfließen in den besten Fällen soweit gehen, daß der ganze Rücken einschließlich des Schwanzes von den nie fehlenden schwarzen Flecken in der Mitte des Kopfes an von einem breiten gelben Bande überzogen war. Es wurde demnach mit weißer Umgebung im wesentlichen ganz dasselbe Resultat wie mit gelber erhalten. Da wir nun das letztere gestützt auf die Babákschen Befunde so erklärt hatten, daß dauernde Expansion der Chromatophoren ihre Vermehrung fördert, dauernde Kontraktion aber sie hemmt, und daß auf diese Weise die Vermehrung des Gelb und die Verminderung des Schwarz in gelber Umgebung und die Vermehrung des Schwarz und Verminderung des Gelb in schwarzer zustande kommt, so hatte sich vorn S. 18 als Konsequenz dieses Erklärungsversuches ergeben, daß ein weißer Untergrund ähnlich wirken müsse wie ein gelber. Das hat sich nunmehr als richtig herausgestellt, und wir können daraus wieder zum mindesten für das Plus oder Minus an Schwarz in schwarzer oder weißer Umgebung schließen, daß unser Erklärungsversuch das Richtige getroffen hat.

Etwas anderes ist es dagegen mit den hellen Chromatophoren, welche zwar in heller Umgebung im Durchschnitt zahlreicher und reichlicher verzweigt sind als in dunkler, welche aber auf dunkler Unterlage nur ganz selten so stark kontrahiert gesehen wurden, wie das gewöhnlich mit den Melanophoren in heller Umgebung der Fall ist. Es ist infolgedessen möglich, daß die helle Unterlage auf die Vermehrung der hellen Chromatophoren noch auf andere Weise wirkt als durch bloße Beeinflussung des Expansionsgrades. Es ist mir eine Freude, im Anschluß an das Resultat von der wesentlich gleichen Wirkung gelber und weißer Umgebung noch nachtragen zu können, daß v. Frisch zu demselben Ergebnis gekommen ist. Er teilte mir dasselbe kürzlich brieflich mit und gab die Erlaubnis, es zu veröffentlichen, falls ich zu demselben Resultat wie er gekommen wäre.

5. Der Einfluß verschiedener Lichtintensität auf das Farbenkleid des jungen Salamanders.

Eine vorläufige Mitteilung.

A. Aufstellung des Problems.

Šečerov, der, wie wir vorn sahen, als erster gefunden hat, daß die jungen Salamander, welche ihr Larvenleben in gelber Umgebung verbracht haben, im Durchschnitt gelber werden als die in schwarzer Umgebung großgezogenen, fügt seiner Arbeit noch einen Nachtrag bei, in dem er darauf hinweist, daß das von ihm verwendete gelbe Papier $^1/_{30}$ und das schwarze $^1/_{60}$ des auffallenden Lichtes zurückwerfe, daß also das von ihm erhaltene Resultat vielleicht einfach auf die verschiedene Lichtintensität zurückzuführen sei, welcher die Larven ausgesetzt gewesen waren. Es ist dies in der Tat eine außerordentlich naheliegende Erklärungsmöglichkeit, zumal wenn wir bedenken, daß die Salamanderlarven die helle und schwarze Umgebung doch nur durch die verschiedene Menge des reflektierten Lichtes unterscheiden können. Sollte man nach dieser Überlegung nicht erwarten, daß man ganz dieselben Resultate wie mit heller und dunkler Umgebung auch mit verschiedenen Lichtintensitäten erhalten kann? Die Tiere in der weißen oder gelben Schale erhalten zwar dieselbe Menge einfallendes Licht wie die in der schwarzen Schale, letztere aber weniger reflektiertes, so daß sie also im ganzen einer geringeren Lichtintensität ausgesetzt sind als die Tiere in der hellen Umgebung. Es waren also Versuche über den Einfluß verschiedener Lichtintensitäten auf das Farbenkleid der Salamander notwendig.

B. Die Versuche.

a) Die Versuchsanordnung.

Zur Herstellung verschiedener Intensitätsgrade benutzte ich drei Sorten von Rauchglasplatten, welche von der optisch-mechanischen Werkstätte von A. Krüß in Hamburg bezogen wurden. Dieselben besitzen weißem Kontrollglas gegenüber eine Durchlässigkeit von 0,20; 0,12 und 0,016. Sie lassen also $^1/_5$, etwa $^1/_{10}$ und etwa $^1/_{100}$ der Lichtmenge hindurchtreten, die durch das weiße Glas geht. Diese Rauchglasplatten wurden in schmale Holzrahmen eingelassen, so daß große Kästen entstanden, welche über die Versuchsgefäße gestürzt werden konnten. Zu jedem der drei Kästen aus Rauchglasplatten gehörte weiter ein gleich großer Sturz aus dem weißen Kontrollglas. So ergaben sich zunächst sechs Kulturen, zu welchen dann noch eine siebente in vollkommener Dunkelheit gefügt wurde. Letztere bestand aus einer außen schwarz lackierten Glaswanne, die mit schwarzem Papier und einem Glasdeckel verschlossen war, und über die außerdem noch ein schwarz gestrichener Holzkasten gestürzt wurde.

Um einen gleichmäßigen Untergrund zu haben, wurden die Glaswannen mit den Versuchstieren auf weißes Papier gestellt, das später durch weiß gestrichene Bretter ersetzt wurde. Da wir gesehen haben, daß weiße Umgebung einen Einfluß auf die Färbung der jungen Salamander hat, so kann diese Versuchsanordnung unzweckmäßig erscheinen; es sei aber betont, daß es sich hier nur um eine weiße Unterlage und nicht um eine weiße Umgebung handelt, denn das weiße Papier reichte nicht an den Seitenwänden empor. Eine einfache weiße Unterlage wirkt aber nicht so stark wie eine weiße Umgebung, wie ich durch einen daraufhin angestellten Versuch erfahren habe. Das mag daher rühren, daß die Augen der Versuchstiere in weißer Umgebung auch von dem von

den Seitenwänden reflektierten Licht getroffen werden. Die sechs Helligkeitsversuche wurden an Nordfenstern aufgestellt, während die Dunkelheitskultur dazwischen an einem düsteren Ort hinter einem Fensterpfeiler in der beschriebenen Aufmachung stand.

Die Temperatur war in allen Gefäßen die gleiche. Da das Larvenmaterial von einem Weibchen für die sieben Zuchten nicht ausgereicht hätte, so mußte ich notgedrungen gemischtes benutzen. Es bestand aus 175 Larven, die planlos aus einem kleinen Bach am Kümmelbacher Hof bei Heidelberg herausgefangen und am 8. V. 1916 auf die sieben Glaswannen gleichmäßig verteilt wurden.

Die verwandelten Tiere kamen in eine flache Glasschale, welche, solange noch unverwandelte vorhanden waren, über der Wanne mit den letzteren stand. Diese über der anderen stehende Schale verminderte natürlich wieder die Lichtintensität in der letzteren etwas, da jedoch diese Verminderung für alle Kulturen gleich war, so ist sie für das Resultat von keinem Belang. Nach der Verwandlung aller Larven befanden sich selbstverständlich nur die flachen Glasschalen unter den Glaskästen.

Bei der Fütterung der Tiere und der Reinigung der Gefäße war es natürlich notwendig, die Rauchglaskästen emporzuheben und auch die Dunkeltiere für einige Zeit ins Helle zu bringen. Diese Versuchsunterbrechung war für alle Einzelzuchten gleich, brachte also in bezug auf ihre Dauer keine Unterschiede zwischen die letzteren hinein. Man könnte aber einwenden, daß das Aufdecken der Zuchten, wenn es auch nicht lange dauerte, doch insofern alterierend gewirkt haben kann, als die normale Beleuchtung vielleicht die Wirkung der geringeren Lichtintensität wieder rückgängig machen konnte. Hierauf ist aber erstens zu erwidern, daß selbst der physiologische Farbenwechsel nicht gar so rasch verläuft, geschweige denn der morphologische, und zweitens, daß sich am Ende des Versuches doch ein Unterschied zwischen den verschieden intensiv beleuchteten Kulturen hätte herausstellen müssen, auch wenn die vorübergehende Aufdeckung der Wirkung der geringeren Lichtintensität entgegengearbeitet hätte. Es wurde ja nicht nur ein Intensitätsgrad benutzt, sondern deren vier, die selbstverständlich eine verschieden starke Wirkung ausüben müßten, wenn eine solche überhaupt vorhanden wäre. Diese verschieden starken Wirkungen könnten durch die Unterbrechung von gleicher Dauer zwar in gleichem Grade rückgängig gemacht werden, da sie aber verschieden waren, müßte doch noch etwas von ihnen wenigstens in den dunkelsten Kulturen übrig bleiben.

Es bleibt nun noch übrig, einiges über die Fütterung der ganz im Dunkeln gehaltenen Tiere zu sagen. Bei den Larven war dieselbe sehr leicht, da sie die Enchyträen ebenso gierig im Dunkeln wie im Hellen fraßen. Etwas anderes war es dagegen mit den ausgebildeten Salamandern, welche in einer schwarz lackierten mit einem schwarzen Deckel verschlossenen Schale in einem gut schließenden Schrank unter dem Laboratoriumstisch gehalten wurden. Kammerer gibt an, daß Salamander in Dunkelheit sich ebenso benehmen sollen wie geblendete; sie bleiben ruhig liegen, kümmern sich um nichts mehr und verhungern schließlich. Von diesen Behauptungen ist die letztere wenigstens teilweise richtig. Es gehen in der Tat nicht wenige der Tiere in der Dunkelheit ein, weil sie gewohnt sind, den Gesichtssinn zum Beutefang zu benutzen. Es gibt aber auch Individuen unter ihnen, welche sich den veränderten Lebensbedingungen in der Dunkelheit sehr rasch anpassen und darin ebensogut fressen wie bei diffusem Tageslicht. Man kann sie in der Dunkelheit zwar nicht beim Ergreifen der Regenwürmer beobachten, es dürfte

aber trotzdem sicher sein, daß bei ihnen der Tastsinn den Gesichtssinn ersetzt hat. Vielleicht unterscheiden sie durch Tangorezeption auch einen kriechenden von einem bewegungslosen Regenwurm. Ich überließ also die Dunkeltiere ruhig sich selbst. Wer das Fressen im Dunkeln nicht lernen konnte, ging zugrunde; die übrigen gediehen vortrefflich. Gegenwärtig sind in der Dunkelkultur noch vier wohlgenährte Tiere am Leben.

b) Die Versuchsresultate.

Wir wollen uns zunächst einmal klar machen, was wir in den Kulturen mit verminderter Lichtintensität eigentlich erwarten müßten, wenn die Resultate der Versuche mit schwarzer Umgebung einfach an der geringen Lichtmenge liegen sollten, welcher die Tiere in derselben ausgesetzt waren. Erstens müßten die Larven bei abnehmender Lichtintensität immer dunkler und zu solchen Mohren werden, wie sie in den Schwarzkulturen beobachtet wurden. Bei den jungen Salamandern aber müßte die Ausdehnung der gelben Flecke im Vergleich zu den Helligkeitstieren i. D. abgenommen haben, indem die gelben Flecke des Rückens weniger die Neigung haben dürften, zu größeren Komplexen, namentlich in der dorsalen Mittelregion zusammenzufließen. Es müßten also in den dunkler gehaltenen Kulturen Salamander entstehen, die mehr, aber kleinere gelbe Flecke auf dem Rücken aufweisen als die Tiere aus normal beleuchteten Zuchten.

Von alledem wurde aber in den Kulturen mit verminderter Helligkeit nicht die Spur gesehen, denn weder wurden die Larven im Vergleich zu den normal beleuchteten zu Mohren, noch glichen die verwandelten Tiere in irgendeiner der Zuchten mit verminderter Helligkeit den Tieren, die in schwarzer Umgebung großgezogen worden waren.

Ich habe alle Versuche durch zwei Jahre hindurch bis zum 14. V. 1918 und einen Teil noch länger fortgesetzt, so daß die Kultur mit $^1/_{10}$ Helligkeit samt ihrer Kontrolle und die Zucht im Dunkeln noch jetzt, wo ich dies schreibe, im Gange sind. Eine genaue Kontrolle zu verschiedenen Zeiten ergab, daß die verschiedene Lichtintensität auf die Ausdehnung der gelben Flecken auf dem Rücken keinen Einfluß hat, denn auch in den matter beleuchteten Kulturen waren ebenso viele Querbinden vorhanden, die über die Rückenmitte hinweg die Flecke der beiden Seiten miteinander verbanden, wie in der hellen. Selbst in der absoluten Dunkelheit war die Ausdehnung der gelben Flecken nicht reduziert, ja es besaß sogar eines der Dunkeltiere fast ununterbrochene breite seitliche Rückenstreifen.

Höchstens in bezug auf die Flankenfärbung könnte man von einem Unterschied zwischen der Kultur mit $^1/_{100}$ Helligkeit und derjenigen in Dunkelheit einerseits und den übrigen Zuchten andererseits insofern sprechen, als die letzteren i. D. mehr gelbe Flecke an den Flanken zu haben schienen als in den ersteren. Aber auch dieses Resultat ist mit einigem Vorbehalt aufzunehmen und außerdem bei seiner Richtigkeit gar nicht so verwunderlich, da die Unterlage der Versuchsgefäße von weißer Farbe war. Wir hatten bereits oben erwähnt, daß eine solche Unterlage weniger stark als eine weiße Umgebung wirkt. Immerhin wäre es möglich, daß die erstere in den helleren Kulturen unserer Versuchsreihe zwar einen geringfügigen Einfluß auf die Färbung der Flanken noch ausüben konnte, in den dunkelsten Zuchten aber nicht mehr, da der an und für sich geringfügige Einfluß einer einfachen weißen Unterlage in der Dunkelheit ganz aufgehoben

und in der Zucht mit nur $^1/_{100}$ Helligkeit so sehr abgeschwächt wurde, daß er gleich Null wurde, und in den betreffenden Kulturen somit nur die Vererbung die Flankenfärbung bestimmen konnte. Letztere hatte z. B. bei dem bereits erwähnten Dunkeltier mit den breiten gelben Seitenstreifen auf dem Rücken auch recht gelbe Flanken erzeugt.

Wie es sich nun aber auch mit der Flankenfärbung verhalten mag, sicher ist, daß die Verteilung der gelben Flecke auf dem Rücken in den verschieden intensiv beleuchteten Kulturen keinen Unterschied zeigte. In keiner der Kulturen mit reduzierter Beleuchtungsintensität konnte ein Tier aufgefunden werden, das eine ähnliche Aufteilung der großen gelben Rückenflecke in kleinere aber zahlreichere aufgewiesen hätte, wie sie bei Salamandern in schwarzer Umgebung auftritt.

C. Das Versuchergebnis in seiner Beziehung zu den Resultaten anderer Forscher.

Wir sind also zu dem Resultate gekommen, daß einfallendes Licht plus mehr oder weniger reflektiertes Licht anders wirkt als einfallendes Licht von verschiedener Intensität allein. So sonderbar das Resultat auch anmuten mag, steht es doch nicht allein.

So ist zunächst von Pouchet[1] festgestellt worden, daß viele Krebse, dank ihres physiologischen Farbenwechsels die Fähigkeit haben, sich einem weißen oder schwarzen Hintergrund anzupassen, indem sich die Chromatophoren auf Weiß kontrahieren und auf Schwarz expandieren. Keeble und Gamble[2] haben dann weiter gezeigt, daß diese Reaktion auf weißen und schwarzen Hintergrund nicht durch die geringere Lichtintensität erklärt werden kann, welcher die Tiere in der schwarzen Umgebung ausgesetzt sind. Das wird durch folgende Versuche bewiesen. Sie brachten Exemplare von *Hippolyte* und *Macromysis* in

a) eine weiße Porzellanschale,

b) in eine ebensolche, welche aber durch weißes oder gar schwarzes Papier zugedeckt war, in das mittels einer Nadel mehrere Löcher hineingebohrt waren, und

c) in eine mit schwarzem Papier umwickelte Glasschale. Das Resultat war, daß in der weißen Schale, gleichgültig, ob dieselbe bedeckt oder unbedeckt war, Kontraktion und in der schwarzen Expansion der Chromatophoren eintrat. Die verschiedene Lichtintensität hat zwar bei diesen und anderen Krebsen auch einen Einfluß auf die Bewegung der Pigmentzellen und zwar insofern, als ganz im Gegensatz zu hellem und dunklem Untergrund Erhöhung der Intensität Expansion, Verminderung dagegen Kontraktion zur Folge hat; aber der Effekt, den erhöhte und verminderte Lichtintensität hervorbringen würde, wird durch die Wirkung des Hintergrundes vereitelt.

Weiter kam Bauer[3] bei seinen Untersuchungen über den Farbenwechsel von *Idothea* zu dem Schluß, daß die Wirkung der Intensität des Lichtes hinter der Untergrundswirkung vollkommen zurücktritt, denn mittelgraue Tiere zeigen selbst bei vollständiger Verdunkelung des Aquariums keine Farbenveränderungen, während sie auf dunklem Untergrund selbst in direktem Sonnenlicht ihre Chromatophoren expandieren.

Sodann betont Babák[4] besonders, daß die Anpassung der Amblystomalarven an hellen und dunklen Untergrund nicht durch die verschiedene Lichtintensität in

[1] Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie. Année 1872, S. 401.

[2] Phil. Transactions of the Royal Society. Ser. B, Vol. 196, 1904.

[3] Centralbl. f. Physiologie Bd. 19, 1905.

[4] Pflügers Archiv Bd. 131, 1910, S. 87.

den schwarzen und weißen Schalen erklärt werden könne, denn die Larven werden auf schwarzer Unterlage auch im direkten Sonnenlicht schwarz. Immerhin hat die verschiedene Lichtintensität bei diesem Versuchsmaterial, wenigstens wenn es sich um Larven mit ausgebildetem Sehvermögen handelt, auch einen Einfluß auf das Farbenkleid. Wurden nämlich größere Larven einige Tage im Dunkeln gehalten, so wurden sowohl ihre dunklen Flecke wie ihr olivengrüner Grund im Vergleich zu den Lichttieren dunkler. Die sehenden Axolotllarven verhalten sich also verschiedener Lichtintensität gerade entgegengesetzt wie die von Keeble und Gamble studierten Krebse und zeigten Veränderungen, welche in derselben Richtung lagen wie die durch hellen oder dunklen Untergrund hervorgebrachten, aber trotz alledem hält Babák, wie schon gesagt, die Wirkung weißer und schwarzer Umgebung nicht restlos durch die verschiedenen Intensitätsgrade in den Versuchsgefäßen für erklärt.

Die Untersuchungen der vier genannten Forscher über den physiologischen Farbenwechsel ihrer Versuchsobjekte haben also zu demselben Ergebnis betreffs der Wirkung weißer und schwarzer Umgebung geführt wie die meinigen, die sich nur zu Anfang auf physiologischen, später aber auf morphologischen Farbenwechsel beziehen.

Und wenn wir uns nun schließlich selbst noch als Vergleichsobjekte heranziehen, so finden wir, daß sich die Krebse, Axolotl- und Salamanderlarven einer schwarzen und weißen Umgebung gegenüber nicht anders verhalten als wir, und daß uns dieser Vergleich zugleich das Verständnis für die Versuchsresultate der genannten Forscher und von mir liefert. Auf uns macht nämlich ein weiß- oder schwarzgestrichenes Zimmer bei jedem Beleuchtungsgrade auch einen verschiedenen Eindruck, vorausgesetzt, daß die durch das Fenster einfallende Lichtintensität nicht unter den Schwellenwert sinkt, so daß die beiden „Farben“ überhaupt noch unterschieden werden können.

Wir sagten „Farben“, denn in der Tat stimmen wohl alle Psychologen darin überein, daß Weiß und Schwarz für unser Sinnesleben nicht verschiedene Quantitäten, sondern verschiedene Qualitäten bedeuten, wobei es ganz gleichgültig ist, daß diese qualitativ verschiedenen Gesichtsempfindungen tatsächlich durch quantitativ verschiedene Reize hervorgebracht werden. Man pflegt hierfür folgenden Beweis vorzubringen[1]. Ein Ton von bestimmter Höhe behält seine Qualität, auch wenn seine Intensität allmählich abnimmt, so daß schließlich völlige Stille eintritt. Hier handelt es sich also tatsächlich um rein quantitative Veränderungen unserer Sinnesempfindung. Etwas ganz anderes ist es aber, wenn wir vor unseren Augen langsam eine geschlossene Reihe von Papierstückchen vorbeiführen, die von Weiß allmählich zu Schwarz hinführt. Das Schwarz bedeutet hier nicht die Stille wie beim verklungenen Ton, sondern eine ganz neue Empfindung von positivem Inhalt. Wir sind also beim Verschieben der Papiere von einer Qualität allmählich zu einer ganz andersartigen Qualität gelangt.

Danach würden also eine weiße und schwarze Umgebung auf die Salamanderlarven und die anderen obengenannten Versuchsobjekte nicht wie eine Qualität von verschiedener Intensität, sondern wie zwei verschiedene Qualitäten wirken. Psychophysische Phänomene würden demnach bei der Anpassung an hellen und dunklen Unter-

[1] E. Hering, Zur Lehre vom Lichtsinn. IV. Mitteil. Sitz.-Ber. d. math.-naturwiss. Klasse d. Kais. Akademie der Wissenschaften. Wien. Bd. 69, III. Abteil., Jahrg. 1874. Heft I—V, S. 85. Vgl. z. B. auch Stephan Witasek, Grundlinien d. Psychologie, S. 143.

grund mittels des physiologischen Farbenwechsels mit hineinspielen. Es ist eine Konsequenz dieser Auffassung, daß diese Art von Anpassung dann durch die Augen und das Zentralnervensystem vermittelt sein muß. Und das ist in der Tat der Fall. Für die Krebse stellte es zuerst POUCHET[1] fest, und KEEBLE und GAMBLE[2] kamen zu demselben Resultat. Sie fanden nämlich, daß sich geblendete *Macromysis* und *Palaemon* auf weißem Hintergrund ganz anders als sehende verhalten, denn ihre Chromatophoren zeigen darauf Expansion und zwar in stärkerem Grade als diejenigen sehender Tiere auf schwarzem Hintergrund! Bei diesen augenlosen Tieren tritt also gerade das Gegenteil einer Anpassung an den Untergrund ein. Es ist jetzt die Lichtintensität, welche die Versuchstiere trifft, allein ausschlaggebend für die Reaktion der Pigmentzellen, die sich im Dunkeln kontrahieren und im Hellen expandieren, und das von den Wänden der Versuchsgefäße reflektierte Licht spielt nicht mehr die Rolle wie bei den sehenden Tieren.

Auch BABÁK[3] fand, daß sich geblendete Axolotllarven ganz anders verhalten als sehende, denn es werden die ersteren in der Dunkelheit völlig aufgehellt und im Lichte vollständig dunkel, eine Reaktion, die derjenigen der Tiere mit Augen gerade entgegengesetzt ist, aber mit der Reaktion der Pigmentzellen bei den genannten geblendeten Krebsen übereinstimmt. Eine Anpassung an eine helle oder dunkle Umgebung ist demnach auch bei diesem Objekt nur bei Vorhandensein der Sehorgane möglich.

Da ich selbst noch keine Versuche mit geblendeten Salamanderlarven angestellt habe, habe ich diesen Paragraphen als vorläufige Mitteilung bezeichnet. Dieser Zusatz ist aber auch noch aus anderen Gründen notwendig.

Erstens muß nämlich in Hinblick auf BABÁKS Angaben noch untersucht werden, ob sich wirklich gar kein Einfluß der verschiedenen Lichtintensität auch bei einem anderen als einem weißen Untergrund auf die Färbung wenigstens der Larven erkennen läßt, wenn auch das Resultat schon jetzt sicher feststeht, daß die Untergrundswirkung nicht durch Intensitätswirkung erklärt werden kann.

Zweitens[4] aber müßte, nachdem festgestellt worden ist, daß weiße und schwarze Umgebung als verschiedene Qualitäten wirken, weiter untersucht werden, ob nicht auch Weiß und Gelb als solche in den Farbenwechsel eingreifen, oder ob sie nur nach ihrem Helligkeitswert auf die Chromatophoren vermittels der Augen wirken. Meine Versuche sprechen zunächst nur für die letztere Alternative, doch wäre es vielleicht angebracht, noch mehr Versuche in weißen, gelben und schwarzen Schalen gleichzeitig mit Versuchsmaterial von derselben Mutter anzusetzen.

[1] Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 1876, S. 141.

[2] l. c.

[3] l. c.

[4] Drittens müßte auf die eben erschienenen sehr wichtigen Arbeiten von PRZIBRAM und LEONORE BRECHER (Archiv f. Entw.-Mech. Bd. 45, 1. und 2. Heft 1919) eingegangen und untersucht werden, ob sich ebenso wie bei sich verpuppenden Kohlweißlingsraupen auch bei Salamanderlarven die qualitativ verschiedene Wirkung einer weißen und schwarzen Umgebung durch den Gehalt des von einer schwarzen Fläche reflektierten Lichtes an ultravioletten und des von einer weißen zurückgeworfenen an ultraroten Strahlen vielleicht erklären ließe? Freilich ist von L. BRECHER zunächst nur nachgewiesen worden, daß die verschiedene Wirkung von schwarzer Umgebung und Dunkelheit auf dem Fehlen der ultravioletten Strahlen in letzterer beruht, während das Zurückführen der Wirkung der weißen Umgebung auf von letzterer reflektierte ultrarote Strahlen noch nicht bewiesen, und auch der Anteil der Augen am Zustandekommen der Puppenfärbung noch keineswegs aufgeklärt ist. Nachtrag bei der Korrektur am 23. 2. 19.

So sind wir also schließlich bei dem Problem des Farbensehens der Urodelenlarven angelangt. Hess[1] hat dasselbe für die erwachsenen Amphibien bekanntlich bis jetzt so weit aufgeklärt, daß sicher ist, „daß für Amphibien, und zwar für Vertreter der Urodelen wie Anuren, das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende merklich genau so weit reicht wie für uns. Das genügend lichtschwache Spektrum ist für das dunkeladaptierte Amphibienauge am langwelligen Ende in ähnlicher Weise verkürzt wie für uns; seine größte Helligkeit liegt in der Gegend des Gelbgrün bis Grün. Der Umfang der adaptativen Änderungen der Lichtempfindlichkeit ist bei den untersuchten Amphibien offenbar von ähnlicher Größe wie beim Menschen.“ Hess meint, daß diese Tatsachen „gut mit der Annahme im Einklang stehen, daß Licht- und Farbensinn bei den Amphibien weitgehende Ähnlichkeit mit jenen beim Menschen zeigen.“

D. Der Einfluß der Lichtintensität auf den Ton des Gelb.

Es ist allgemein bekannt, daß der Ton der gelben Flecke auf dem Rücken des Feuersalamanders außerordentlich variiert, und zwar, wenn wir die seltene rote Varietät beiseite lassen, von einem hellen Zitronengelb durch ansteigende Beimengungen von Orange zu einem Tieforange. Es ist mir nun durch meine Versuche mit verschiedenen Lichtintensitäten gelungen, einen der Faktoren aufzufinden, von denen der zitronengelbe oder orangefarbene Ton der gelben Rückenflecken abhängig ist.

Die verschiedene Lichtintensität hat zwar, wie wir im vorigen sahen, keinen Einfluß auf die Ausdehnung der gelben Flecke, aber einen außerordentlich deutlichen auf den Farbenton derselben.

Wird die Intensität des einfallenden Lichtes auf $^1/_5$ der Intensität in der Kontrollkultur herabgesetzt, so ist zwar noch kein deutlicher Unterschied im Farbenton des Gelb in den beiden Zuchten vorhanden, sinkt aber die Helligkeit auf $^1/_{10}$ derjenigen, die in die Kontrolle einfällt, so ist zwischen dieser und der ersteren eine auffallende Differenz im Farbenton der gelben Flecke zu konstatieren. Dieselben sind nämlich in der dunkler gehaltenen Kultur zitronengelb, in der helleren dagegen mehr ins Orange gehend. Auch in der Kultur mit bis auf $^1/_{100}$ reduzierter Helligkeit hatten die gelben Flecke das helle zitronengelbe Aussehen, und in der völlig dunkelgehaltenen Zucht war dies noch mehr der Fall. Am 13. V. 1918 waren in den drei dunkel gehaltenen Kulturen noch 13 Individuen am Leben. Sie alle zeigten diese charakteristische helle zitronengelbe Farbe der Rückenflecke, während bei den 23 überlebenden Exemplaren aus den Kontrollzuchten fast überall der Orangeeinschlag deutlich zu sehen war.

Da die Tiere schon während ihres Larvenlebens den verschiedenen Lichtintensitäten ausgesetzt waren, so kann man fragen, ob diese Veränderung des Farbentones auch eingetreten wäre, wenn man erst die ausgebildeten jungen Salamander der matten Beleuchtung ausgesetzt haben würde? Die Antwort im bejahenden Sinne gibt ein Versuch, der bereits am 29. XII. 1915 mit 18 jungen Tieren angestellt wurde, die im Herbste ihre Verwandlung durchgemacht hatten. Von ihnen kamen nämlich neun in eine schwarze Papiermachéschale, die mit einer gewöhnlichen, und die übrigen neun in eine solche, die mit einer mattschwarz gestrichenen Glasplatte zugedeckt wurde. Der Anstrich wurde mit 10%iger, mit Ruß vermengter Gelatine hergestellt und war so dicht, daß man die

[1] Vgl. Physiologie des Gesichtssinnes. Jena 1912, S. 41. Vgl. auch Pflügers Archiv Bd. 132, S. 285.

Tiere nicht mehr dadurch erkennen, daß aber trotzdem noch Licht durch sie hindurchgehen konnte. Auch hier trat im Gegensatz zu den mehr orangefarbenen Flecken der Kontrollkultur bei allen mattbeleuchteten Tieren die schöne helle zitronengelbe Färbung der Rückenflecke ein. Die Kultur ist jetzt nach fast drei Jahren noch im Gange. Der Ton der gelben Flecke ist meist annähernd ebenso hell und gänzlich frei von Orange wie bei den Dunkeltieren und übertrifft in dieser Hinsicht die Exemplare, welche $^1/_{10}$ der in die Kontrollkultur einfallenden Lichtmenge noch jetzt ausgesetzt sind.

Aber nicht nur ganz junge, sondern auch zwei Jahre alte Tiere lassen sich noch umfärben. Ich stellte dies mit den Kontrolltieren der ersten großen Versuchsserie fest, von denen am 14. V. 1918 acht unter den Rauchglaskasten kamen, welcher nur $^1/_{100}$ der Lichtmenge durchläßt, die durch den Kontrollglaskasten geht, unter welchen ebenfalls acht Salamander gesetzt wurden. Die Tiere hatten alle mehr oder weniger mit orange durchsetzte Rückenflecke. Nur eines sah ziemlich hellgelb aus, das deshalb in die hell beleuchtete Kultur gebracht wurde, um den Unterschied, der sich eventuell einstellen würde, noch deutlicher hervortreten zu lassen. Zwei Monate nach Beginn des Versuches konnte man noch keine deutlichen Veränderungen im Farbenton der mattbeleuchteten Tiere wahrnehmen. Nach vier Monaten schienen sie dagegen heller gegeworden zu sein, wenn der Unterschied auch noch nicht auffallend zu nennen war. Nach sechs Monaten war aber der Unterschied deutlich geworden. Der Farbenton der gelben Flecke war entschieden heller geworden und glich ungefähr jenem der gelben Flecke der Tiere, welche in $^1/_{10}$ Helligkeit aufgewachsen waren und jetzt noch am Leben sind. Den Dunkeltieren und den Tieren unter der matt dunkel gestrichenen Glasplatte stehen sie aber in bezug auf die Helligkeit des Gelb noch nach.

Zweijährige Salamander mit orangegelben Flecken können also durch matte Beleuchtung allmählich immer mehr von ihrem orangefarbenen Ton verlieren und einen helleren zitronengelben annehmen.

Umgekehrt können aber auch Tiere mit hellen zitronengelben Flecken allmählich einen Einschlag von Orange bekommen, wenn man sie wieder der vollen Tagesbeleuchtung aussetzt. Es geschah dies am 14. V. 1918 mit den beiden hellen zitronengelben Exemplaren, welche nach zweijähriger Zuchtdauer in der Kultur unter dem Rauchglaskasten mit der Durchlässigkeit $^1/_{100}$ noch am Leben waren. Nach zwei Monaten der vollen Tagesbeleuchtung freilich konnte man noch keine deutliche Veränderung des Farbentones wahrnehmen, der sich jedoch nach vier Monaten etwas verdunkelt zu haben schien und nach sechs Monaten ungefähr demjenigen der gelben Flecke der helleren Exemplare der Kontrollkulturen glich. Jetzt also konnte man erst von einer deutlichen Umfärbung sprechen, wenn auch der Ton noch längst nicht so orangefarben wie bei den schönsten in den hell gehaltenen Kulturen ist.

Es ist somit mit der allergrößten Deutlichkeit bewiesen, daß die verschiedene Lichtintensität, welcher die Salamander vom Larvenleben an oder auch erst später ausgesetzt sind, einen entschiedenen Einfluß auf den Farbenton der gelben Rückenflecke hat. In matter Beleuchtung und erst recht in völliger Dunkelheit werden die Flecke hell zitronengelb, während sie bei voller Tagesbeleuchtung einen orangefarbenen Ton bekommen.

Sehr sonderbar ist, daß Kammerer von diesem augenfälligen Resultat nichts erwähnt, obwohl er Tiere drei Jahre lang im Dunkeln gezüchtet hat und auch richtig angibt, daß der Mangel des Lichtes keinen Einfluß auf die Verteilung der gelben und schwarzen Hautbezirke der Salamander ausübt.

Natürlich soll keineswegs behauptet werden, daß der Mangel einer genügend starken Beleuchtung allein den Farbenton der gelben Flecke bestimmt, denn es ist nicht nur möglich, sondern auch wahrscheinlich, daß auch noch andere Faktoren auf ihn einwirken können. So kann es immerhin richtig sein, wenn Kammerer angibt, er habe im Verlaufe eines Frühlings und Sommers eine Verbleichung der gelben Flecke erzielt, indem er die Tiere täglich einige Zeit der Einwirkung der direkten Sonnenstrahlen unter freiem Himmel aussetzte, denn es ist sehr wohl möglich, daß Steigerung der Lichtintensität über ein gewisses Maß hinaus denselben Effekt wie Verminderung auf $^1/_{10}$ oder weniger hat. Freilich wird von Kammerer nicht gesagt, ob die Ausbleichung zu einem weißlichen oder einem hellen zitronengelben Ton führte. Die Pigmentkörnchen seiner ausgebleichten Tiere repräsentierten sich unter dem Mikroskop ganz unverändert, nur nicht mehr so sattgelb. Diese Angabe genügt aber noch nicht zur Entscheidung der Frage, ob die verschiedenen Farbentöne der gelben Flecke des Feuersalamanders einfach auf eine verschiedene Sättigung der Fettröpfchen mit einem und demselben Farbstoff oder auf verschiedenen Farbstoffen, deren Bildung vom Lichte abhängig ist, oder endlich auf Veränderung des einen zitronengelben Farbstoffes durch das Licht beruht. Das können nur hierauf gerichtete künftige Spezialuntersuchungen entscheiden.

6. Die Weiterzucht der Tiere in gelber, weißer und schwarzer Umgebung.

A. Was man bei meiner Versuchsanordnung nach den Resultaten Kammerers erwarten sollte.

Da die Weiterzucht meiner Versuchstiere in, mit einer Glasscheibe verdeckten, außen gelb gestrichenen Glasschalen, in weißen Porzellan- und schwarzen Papiermachéschalen erfolgte, auf deren Boden eine dünne Wasserschicht war, die ihn bei etwas schräger Stellung nicht ganz bedeckte, und da deshalb die relative Luftfeuchtigkeit in den Gefäßen ca. 95—100% betrug, so ist meine Versuchsanordnung zu vergleichen mit Kammerers Experimenten mit Austapezierung der Terrarien mit gelbem und schwarzem Papier bei Naßhaltung des unter dem Papier befindlichen Sandes und ausgiebiger Verwendung des Wasserzerstäubers. Gelbes Papier plus Nässe soll nun nach Kammerer vollkommen wie Lehmerde wirken und eine Vergrößerung und Vermehrung der gelben Flecke zur Folge haben. Schwarzes Papier plus Nässe soll dagegen eine allgemeine Verkleinerung der gelben Rückenflecke hervorrufen, die aber bis zuletzt ihre schöne gelbe Farbe behalten, und außerdem an der Bauchseite das Auftreten neuer kleiner Flecke veranlassen. Die Verfärbung auf gelbem und schwarzem Papier soll rascher von statten gehen als auf gelber Lehm- und schwarzer Gartenerde. Zu ganz denselben Resultaten müßten wir also bei der Weiterzucht der jungen Salamander in gelber und schwarzer Umgebung gelangen.

B. Die Ergebnisse der Weiterzucht der Versuchstiere in gelber und schwarzer Umgebung.

a) Die Weiterzucht der Tiere des ersten Versuches.

In diesem Versuch, der, wie bemerkt, am 25. VI. 1916 angesetzt worden war, habe ich zum ersten Male die Reduktion des Gelb in gelber Umgebung und die Umänderung einer unregelmäßigen Fleckenzeichnung mit Querbinden in eine mehr regelmäßige, zweireihige rechts und links von der schwarzen dorsalen Mittellinie beobachtet. Diese Reduktion der Größe der gelben Flecke auf gelber Unterlage trat an den Tieren im Frühjahr und Sommer 1917 auf. Am 27. VI. 1917 waren in der Gelbkultur noch 19 Tiere am Leben, von denen eines einen medianen gelben Rückenstreifen, 12 Stück Querverbindungen quer über den Rücken und 6 Stück keine solchen besaßen. Von den letzteren zeigte ein Exemplar aber noch Spuren einer aufgelösten Brücke zwischen einem rechten und einem linken gelben Flecken; und von den 12 Stück mit Querverbindungen wiesen 5 deutliche Zeichen des Beginnes der Auflösung durch Verschwinden des Gelb in der dorsalen Mittellinie auf. In der Kontrollzucht auf schwarzem Boden lebten nur noch 11 Stück. Von diesen besaß ein Tier zwei mediane gelbe Flecke in der hinteren Rückenregion, 3 hatten noch Querverbindungen und 7 Stück nicht mehr. Unter letzteren zeigten aber noch drei Individuen Spuren der erfolgten Auflösung, während von den drei Exemplaren mit Querbrücken alle den Beginn der Auflösung des Gelb in der dorsalen Mittellinie erkennen ließen. Es überstieg also in der schwarzen Schale im Gegensatz zur gelben die Zahl der Tiere mit seitlich von der schwarzen Medianregion angeordneten gelben Flecken diejenige der Exemplare mit gelben Querbrücken. Man darf aber aus diesem Befund nicht ohne weiteres schließen, daß die Reduktion des Gelb auf schwarzem Grund rascher erfolgt als auf gelbem, denn in gelber Umgebung war, wie wir vorn sahen, von Anfang an mehr Gelb in der dorsalen Mittelregion gebildet worden als in schwarzer.

Ein Jahr später, am 4. VII. 1918, war in der Gelbkultur nur noch ein Exemplar mit sehr breiten Querbändern vorhanden; bei den anderen sieben überlebenden Individuen war dagegen eine zweireihige Anordnung der gelben Flecke rechts und links von der schwarzen Mittelregion zustande gekommen. Durch Reduktion des Gelb waren also die Querbrücken überall aufgelöst worden. Da eine große Anzahl von Tieren an Infektion zugrunde gegangen war, so könnte man vielleicht einwenden, daß gerade die Tiere mit Querbrücken gestorben und die ohne am Leben geblieben waren, aber das ist ganz und gar nicht der Fall, denn es waren im Spätsommer 17 Tiere von beiderlei Sorten gestorben und am 27. V. 1917, wie wir oben sahen, erst sechs ohne Querbinden vorhanden. In Fig. **35** ist ein Tier aus der Gelbkultur dargestellt, welches am 6. VI. 1918 photographiert worden ist, und welches die Auflösung der Querbrücken sehr schön erkennen läßt. Die beiden ersten gelben Rückenflecke hinter dem Kopfe standen ursprünglich durch eine breite Brücke miteinander in Verbindung, von welcher man noch ein Paar dünner, pseudopodienartiger Fäden als letzte Überreste sieht. Auch am Schwanze sind die ersten Querbinden schon völlig in zwei seitliche Flecke aufgeteilt, während bei der dritten noch deutlich die letzten Reste der Brücke zu sehen sind. In der Zeit von ca. 5½ Monaten, die zwischen der abgebildeten Aufnahme und der Niederschrift dieses Abschnittes verstrichen ist, hat sich eine weitere Reduktion des Gelb vollzogen. Der zweite Fleck der linken Seite hat sich nämlich in einen größeren linken und einen kleinen

rechten aufgeteilt, von denen der letztere nahe der Mittellinie liegt. Am Schwanze sind die Spuren der dritten Querbinde ganz verschwunden, und hat sich auch die vierte in zwei seitliche Flecke zerlegt. Selbst die Querbinde an der Schwanzspitze hat sich durch Einwucherung von Schwarz an zwei Stellen in zwei seitliche und einen mittleren Fleck zerspalten.

Von den Tieren in der Schwarzkultur waren am 4. VII. 1918 noch zehn Stück am Leben, von denen keines mehr eine Querverbindung zwischen zwei seitlichen Flecken aufwies.

Vergleicht man alle Tiere aus der gelben und schwarzen Umgebung miteinander, so stellt sich auch jetzt noch heraus, daß die Tiere in Gelb i. D. gelber sind als die in Schwarz. Aber dieser Unterschied war von allem Anfang an vorhanden und hat sich nicht etwa erst im postlarvalen Leben allmählich infolge der Einwirkung der gelben Umgebung herausgebildet. Es wurde zwar Auflösung größerer Fleckenkomplexe in einzelne Flecke, aber niemals das Verschmelzen einzelner Flecke zu größeren beobachtet, wie es nach Kammerers Angaben stattfinden soll. Ebensowenig konnte das Auftreten neuer Flecke in der gelben Umgebung konstatiert werden.

b) Die Weiterzucht der Tiere des zweiten Versuches.

Geradezu verblüfft war ich über die Reduktion des Gelb in gelber Umgebung bei der Weiterzucht der Gelbtiere des zweiten Versuches, die in Fig. **7a—h** abgebildet worden sind.

Fig. **36a** entspricht Fig. **7a** und stellt das Farbenkleid desselben Tieres am 13. VI. 1918, also fast drei Monate nach Anfertigung der ersten Abbildung dar. Man sieht an den verschwommenen Stellen, der gelben Rückenflecke in Fig. **36a** deutlich, daß das Gelb auf dem Rücken abnimmt, indem nicht nur nahe der Doppelreihe der Giftdrüsen in der Mitte des Rückens, sondern auch an den Seiten das Gelb von Schwarz verdrängt wird. Die Folge davon ist, daß der große gelbe Rückenstreifen im Vergleich zu Fig. **7a** reduziert worden ist. Das zeigt sich zunächst vorn, wo der gelbe Streifen an den schwarzen Kopffleck angrenzt. Hier ist der Beginn der Auflösung des Gelb in der Mittelregion zu sehen. Dann hat weiter die erste schwarze Einbuchtung an der rechten Seite bedeutend zugenommen, ja es ist sogar das Gelb an der linken Seite, der zweiten schwarzen Einbuchtung der rechten Seite schräg gegenüber etwas in Reduktion begriffen. Auch der zweite gelbe Fleck, welcher sich von der Lendengegend bis auf die Schwanzwurzel erstreckt, zeigt links vorn deutliche Spuren der Einschmelzung. Wollte man hiergegen etwa einwenden, daß die beiden gelben Flecke, der große Rücken- und der kleinere Lenden-Schwanzfleck, in der Zeichnung Fig. **7a** etwas zu breit, und die beiden schwarzen Einbuchtungen an der rechten Seite des langen Rückenflecks zu wenig tief ausgefallen seien, so muß erwidert werden, daß ich auch noch eine Photographie vom 30. XII. 1917 besitze, welche die Unrichtigkeit dieses Einwandes deutlich zeigt, wenn sie auch nicht gut genug ist, um ihre Reproduktion zu rechtfertigen. Am 16. XI. 1918, als also seit der photographischen Aufnahme am 13. VI. wieder fünf Monate ins Land gegangen waren, zeigte ein genauer Vergleich des Tieres mit der Photographie, daß die Reduktion des Gelb weiter gegangen war. Vorn ist jetzt ein tiefer medianer schwarzer Einschnitt entstanden,

und auch die Einschnitte der rechten Seite haben an Tiefe zugenommen. Ferner ist der zweite Schwanzfleck durch Auflösung der Verbindung an der linken Seite in zwei Querbinden aufgelöst worden. Wenn man genau hinsieht, wird man übrigens den Beginn dieser Auflösung bereits an der Photographie (Fig. **36a**) wahrnehmen.

Viel auffallender ist noch die Reduktion des Gelb in gelber Umgebung bei dem in Fig. **7c** dargestellten Tier, dessen Farbenkleid am 13. VI. 1918 Fig. **36c** wiedergibt. Man sieht an letzterer deutlich, daß der mediane gelbe, in flachen Windungen verlaufende Rückenstreifen durch einen breiten schwarzen Streifen von dem langen Schwanzfleck getrennt ist. Diese Zertrennung des sehr langen, ursprünglich einheitlichen Streifens war schon in Fig. **7c** im Gange, und es sind auch jetzt noch Spuren des anfänglichen Zusammenhanges zwischen dem langen Rücken- und dem langen Schwanzfleck auf der Photographie zu erkennen. Der Rückenstreifen ist aber nicht nur vom Schwanzfleck getrennt worden, sondern er ist auch gegen früher verschmälert. Und auch hier ist zu betonen, daß sich diese Verschmälerung nicht nur ergibt, wenn man die Zeichnung Fig. **7c**, sondern auch, wenn man eine am 30. XII. 1917 angefertigte Photographie mit der neuen vom 13. VI. 1918 vergleicht. Ein Vergleich der letzteren mit dem Tier am 16. XI. 1918 ergab, daß unterdessen der Rückenstreifen nicht nur noch schmäler geworden ist, sondern daß er auch im Begriff steht, an drei Stellen der Quere nach zerschnürt zu werden. Am langen Schwanzstreifen hat sich die erste der drei hinteren Querbinden, welche in Fig. **36c** noch durch einen matten Streifen mit dem ersten langen Schwanzfleck in Verbindung stand, vollständig von letzterem losgelöst. Auch am Kopfe ist das Gelb an der Schnauze und hinter dem linken Auge reduziert worden.

Die Aufteilung von gelben Querbinden in zwei Flecke rechts und links von der schwarzen Mittelregion lernen wir sehr schön bei dem in Fig. **7d** dargestellten Exemplar kennen, dessen Farbenkleid am 11. IX. 1918 Fig. **36d** zeigt. Ein Vergleich der beiden Abbildungen läßt nämlich deutlich erkennen, daß die Querverbindung zwischen den beiden ersten Rückenflecken aufgelöst worden ist. Ferner ist das vordere Ende des zweiten langen Längsstreifens der linken Seite durch Einschmelzung des Gelb von der Medianebene her verschmälert. Der unpaare gelbe Fleck in der Mitte der Kreuzbeingegend ist verkleinert, und die erste Querbinde an der Schwanzbasis soll in der Mitte zerschnürt werden. Am 16. XI. 1918 war letzteres vollständig geschehen, und zeigte sich die Auflösung in zwei seitliche Flecke in der dritten Querbinde des Schwanzes. Infolge Einwucherung von Schwarz in der Mittellinie beginnt jetzt auch die zweite Querbinde des Rumpfes aufgeteilt zu werden. Im übrigen sind jetzt die beiden vorderen Flecke durch einen breiteren schwarzen Zwischenraum getrennt als früher, indem die mediane Vorragung am Vorderende des ersten rechten Fleckes eingeschmolzen ist.

Der Fig. **7e** vom 20. III. entspricht die Photographie **36e**, welche am 13. VI. 1918 aufgenommen worden ist. Ein Vergleich beider zeigt, daß erstens von dem großen unregelmäßigen Fleck an der rechten Seite hinten ein kleinerer abgeschnürt worden ist, und daß sich zweitens der vordere, in der Mittelregion liegende Teil bedeutend verschmälert hat. Weiter hat sich der hakenförmige Fleck an der Schwanzbasis in zwei Flecke aufgeteilt, und ist der sich anschließende Fleck der rechten Seite an seinem, der Medianebene zugekehrten Ende reduziert worden. Am 16. XI. 1918 zeigte es sich, daß der vordere große Fleck noch weiter aufgeteilt werden soll, da sich an der Grenze zwischen Längsteil und Querbinde eine Einschnürung gebildet hat. Außerdem war die in Fig. **36e**

noch sichtbare Spur der ursprünglichen Verbindung des großen Flecken mit dem kleinen und auch diejenige zwischen den beiden linken Flecken der Schwanzbasis vollkommen verschwunden.

Als letztes Beispiel will ich das dunkelste der Gelbtiere noch besprechen, welches vorn in Fig. **7h** abgebildet und am 13. VI. 1918 photographiert worden ist (Fig. **36h**). Ein Vergleich der beiden Figuren ergibt zunächst, daß der sonderbare, geknickte Fleck in der Mitte des Rückens in zwei kleinere Flecke aufgelöst worden ist. Sodann konstatiert man, daß am letzten Rückenfleck der nach der Medianebene zugelegene Teil, der in Fig. **7h** dem Fleck die Form einer Axt gab, eingeschmolzen ist. Am 16. XI. 1918 waren die beiden kleinen Schnauzenflecke ganz und von den beiden kleinen linken Rückenflecken der erste fast völlig verschwunden. Außerdem war der dritte Schwanzfleck durch Auflösung der Verbindung an der linken Seite in zwei Flecke aufgeteilt.

Auch bei den beiden in Fig. **7f** und **g** dargestellten Exemplaren konnte eine Reduktion des Gelb auf gelbem Grunde wahrgenommen werden. Das in Fig. **7b** abgebildete Tier dagegen scheidet aus der Weiterzucht aus, da es beim Photographiertwerden in der Narkose einging.

Wir wenden uns jetzt den Tieren in der schwarzen Umgebung zu.

In Fig. **37b** ist ein weiteres Stadium des in Fig. **8b** abgebildeten Tieres zu sehen, das am 11. VII. 1918 photographisch festgehalten wurde. Man sieht deutlich, daß der große klammerförmige Fleck in einen langen rechten und zwei kleinere linke durch Auflösung der Querverbindungen zerlegt werden soll. Am 16. XI. 1918 war diese Zerlegung vollendet, und begann sich die erste Schwanzbinde in zwei seitliche Flecke aufzulösen.

Ganz wundervoll sind die Veränderungen, welche sich mit dem in Fig. **8c** dargestellten Individuum seit dem 22. III. 1918 vollzogen haben. Fig. **37c** gibt das Farbenkleid vom 11. VII. 1918 wieder, das sich von dem, welches drei Monate früher vorhanden war, durch seine viel größere Regelmäßigkeit auszeichnet. Dieselbe ist auf zweierlei Wegen zustande gekommen; erstens einmal durch Einschmelzung von Gelb, namentlich in den median gelegenen Partien der gelben Flecke, und dann aber auch durch Bildung von Gelb in den beiden seitlichen Regionen. Eingeschmolzen sind von vorn nach hinten erstens der gelbe Fleck, welcher sich in Fig. **8c** an den rechten Orbitalfleck anschließt, freilich noch nicht ganz vollständig, zweitens der zweite ganz kleine Fleck der linken Seite, drittens der medianwärts vorragende Höcker des ersten rechten Längsstreifen, viertens und fünftens die unregelmäßigen medianen und seitlichen Vorragungen der beiden hinteren Längsstreifen, sechstens der kleine Doppelfleck in der Mitte der Schwanzwurzel und siebentens die medianwärts gelegenen Partien der drei dahinter gelegenen Schwanzflecke, so daß im Anfangsteil des Schwanzes eine breitere mediane schwarze Zone entstanden ist.

Im Gegensatz zu diesen Stellen der Einschmelzung hat Bildung von Gelb in schwarzer Umgebung an folgenden Stellen stattgefunden: Erstens ist der erste kleine Längsstreifen der linken Seite mit dem Parotidenfleck verschmolzen und breiter geworden, zweitens war zur Umwandlung des unregelmäßigen ersten Längsstreifen der rechten Seite nicht nur Einschmelzung, sondern auch Bildung von Gelb nötig. Dasselbe gilt für die Umwandlung der beiden unregelmäßigen Flecke in regelmäßige an der Schwanzwurzel. Weiter hinten am Schwanz ist die eine Querbinde durch Auswachsen ihres rechten Teiles nach hinten mit dem noch vorn verbreiterten folgenden Fleck der linken

Seite zusammengestoßen, und endlich bemerkt man auch an den Extremitäten eine Vermehrung der gelben Flecke, deren Anlage freilich in Fig. 8e schon zu sehen war. Am 16. XI. 1918 stellte es sich heraus, daß die Vermehrung des Gelb insofern weiter gegangen war, als die Vereinigung der beiden langen Streifen der rechten Seite noch inniger geworden, und der kleine Fleck links mit dem folgenden langen Längsstreifen verschmolzen war.

Es gibt also nicht nur eine Reduktion des Gelb in gelber Umgebung, sondern neben Reduktion auch eine Vermehrung des Gelb in schwarzer Umgebung.

Wie auf ganz dieselbe Weise aus einer ganz unregelmäßigen Zeichnung eine mehr regelmäßige entsteht, lehrt ferner ein Vergleich der Fig. 8f mit **37f**. Man bemerkt nämlich sofort, daß eine ganze Anzahl kleiner gelber Flecke verschwunden sind. Dazu gehören die drei ganz kleinen Flecke der Fig. 8f dicht hinter dem Kopf, und dann eine Reihe kleiner Flecke in den hinteren Regionen des Rückens, namentlich in der Nähe der Medianebene. Dann sind weiter die Unregelmäßigkeiten des ersten und zweiten Längsstreifens der linken Seite und diejenigen des ersten rechten Schwanzfleckes eingeschmolzen worden. Um Neubildung von Gelb handelt es sich dagegen bei dem ersten langen Längsstreifen der linken Seite in Fig. **37f**, der durch Verschmelzung eines kleinen und eines größeren Fleckes entstanden ist. Neu entstanden sind endlich einige Flecke am Schwanz und an den Extremitäten, die zum großen Teil allerdings schon früher als Anlagen vorhanden waren. Am 16. XI. 1918 konnten nur insofern Veränderungen konstatiert werden, als von den drei vorderen Flecken der kleine fast völlig verschwunden, und der linke Längsstreifen noch etwas regelmäßiger geworden war.

Mehr Reduktion als Neubildung von Gelb wurde bei der Weiterzucht des in Fig. 8g dargestellten Tieres beobachtet, dessen am 31. VII. 1918 aufgenommene Photographie Fig. **37g** wiedergibt. Man bemerkt bei einem Vergleich der beiden Bilder zunächst, daß die unregelmäßigen Flecke durch Einschmelzung von Auswüchsen regelmäßiger geworden sind. Weiter stellt man eine Reduktion der beiden medianen Längsstreifen in der Lendengegend fest. Aber man konstatiert auch am Anfang des Schwanzes die Verschmelzung zweier kleiner Flecke untereinander und mit dem Endfleck des letzten medianen Längsstreifens, der jetzt von ersteren getrennt ist. Am Schwanze haben sich drei kleine Flecke an der linken Seite etwas vergrößert. An den Extremitäten hat sich das Gelb dagegen nicht vermehrt, sondern es sind an den Hintergliedmaßen sogar ein Paar gelbe Flecke verschwunden. Bis zum 16. XI. 1918 waren keine weiteren bedeutenden Veränderungen an dem Exemplar eingetreten.

Betrachtet man schließlich die Kultur der Schwarztiere als Ganzes und vergleicht sie mit der der Gelbtiere, so stellt sich heraus, was wir schon im ersten Versuch konstatierten, daß die Tiere aus der gelben Umgebung auch jetzt noch im Durchschnitt etwas gelber sind als diejenigen in der schwarzen Schale. Aber diese Unterschiede hatten die Tiere bereits im larvalen Leben infolge der Einwirkung der gelben und schwarzen Umgebung erworben.

c) Die Weiterzucht der Tiere des dritten Versuches.

Von diesem Versuch ist leider nur das in Fig. **10b** abgebildete Individuum am Leben geblieben, aber gerade dieses Tier zeigt die Umwandlung eines anfänglich unregel-

mäßigen Farbenkleides mit gelben Querbinden in ein mehr regelmäßiges mit Anordnung der gelben Flecke rechts und links von der schwarzen Mittelregion in besonders schöner Weise. Die in Fig. **38** wiedergegebene Photographie zeigt das Tier am 31. VII. 1918, also ungefähr 13 Monate später als Fig. **10b**. Man sieht sofort, daß das Gelb des Tieres in dieser Zeit außerordentlich abgenommen hat, obwohl es sich in einer gelben Umgebung befunden hat. Vorn ist der schwarze Schnauzenfleck zu dem schwarzen und vergrößerten Scheitelfleck durchgebrochen. Dann ist der schmale Verbindungsstrang zwischen dem breiten Flecken, der sich an die Parotidenflecke anschließt, und der ersten Rumpfquerbinde aufgelöst. Letztere hat etwas regelmäßigere Umrisse angenommen und sich in der Mittelregion eingebuchtet, so daß also bereits die Aufteilung der Querbinde in zwei seitliche Flecke angedeutet zu sein scheint. Jetzt, wo ich dies schreibe, ist sie noch etwas schmäler geworden, aber immer noch schön gelb, nicht etwa bereits mit Melanin durchsetzt. Die zweite Querbinde hat erstens den Zusammenhang mit dem gelben Flankenstreifen der rechten Seite aufgegeben und sich in der Mitte durchschnürt, so daß jetzt zwei Flecke daraus entstanden sind, die aber noch eine Spur ihrer ehemaligen Verbindung zeigen. Jetzt ist davon gar nichts mehr zu sehen, und sind beide Flecke durch ein breites schwarzes Band voneinander entfernt. Der große unregelmäßige Fleck, welcher sich in Fig. **10b** von der Lendengegend bis auf die erste Hälfte des Schwanzes erstreckt, hat sich in vier Flecke aufgeteilt. Der hinterste von diesen besteht aus einem linken Längsstreifen und einer Querbinde, die sich jetzt auch aufzulösen beginnt. Die letzte Querbinde des Schwanzes war schon am 31. VII. 1918 in zwei seitliche Flecke aufgelöst.

Also keine Verschmelzung der gelben Flecke zu größeren oder gar Neuentstehung von gelben Flecken, sondern Auflösung der größeren Flecke in zwei oder mehrere und somit Reduktion des Gelb in gelber Umgebung!

d) Die Weiterzucht der Tiere des vierten Versuches.

Von den Gelbtieren sind nur zwei Stück am Leben geblieben. Es sind die beiden in Fig. **13a** und **13e** abgebildeten Exemplare, von denen das erste das gelbste der ganzen Zucht war. Es war zum erstenmal am 27. VI. 1917 gezeichnet worden, während die neue Abbildung (Fig. **39a**) am 27. IX. 1918 angefertigt wurde. Dabei ist so verfahren worden, daß der Rumpf absichtlich zu breit gezeichnet worden ist, um auch die Färbung der Flanken mit sichtbar zu machen, was bei der ersten Zeichnung nicht geschehen war. Vergleichen wir nun Fig. **39a** mit **13a**, so fällt sofort die Vermehrung des Schwarz in der dorsalen Mittelregion auf, die in Fig. **13a**, von zwei kleinen schwarzen Flecken an den beiden Enden des Rumpfes abgesehen, vollkommen gelb ist. In Fig. **39a** aber sind eine ganze Reihe größere und kleinere schwarze Flecke in der Mittelregion vorhanden, so daß das Tier wenigstens auf dem Rücken schwärzer ist als früher. In dem Auftreten dieser schwarzen Flecke in der dorsalen Mittelregion spricht sich dieselbe Entwicklungstendenz aus, welche auch bei weniger gelben Individuen die Aufteilung ursprünglicher gelber Querbinden in zwei seitliche Flecke durch Auflösung der Mittelpartie zur Folge hat. An anderen Stellen mag freilich das Schwarz etwas ab- und das Gelb zugenommen haben. Sehen wir von geringfügigen Veränderungen an den Gliedmaßen, namentlich an der linken Hintergliedmaße ab, so gilt das für die beiden schwarzen

Seitenstreifen, welche das Gelb der Flanken von dem Gelb des Rückens trennen. Es ist nämlich nicht ausgeschlossen, daß diese beiden schwarzen Seitenbinden etwas schmäler geworden sind. Bei Anblick der beiden Zeichnungen Fig. **13a** und **39a** könnte man sich versucht fühlen, sich in dieser Hinsicht viel bestimmter auszudrücken. Es wäre dies aber verkehrt, da die Fig. **39a** auf etwas andere Weise hergestellt worden ist wie Fig. **13a**, was bereits oben erwähnt wurde, sind doch die Flanken gut zu sehen, was durch Verbreiterung der Zeichnung erzielt wurde. Die schwarzen Längsbänder sind aber von oben betrachtet in Verkürzung wiedergegeben, also in Wahrheit breiter und zwar auf der rechten Seite etwa doppelt so breit als in Fig. **39a**. Mögen aber trotzdem die beiden schwarzen Seitenstreifen seit dem 27. VI. 1917 etwas schmäler und die gelben Flankenstreifen etwas breiter geworden sein, so könnte dieses Resultat doch nicht auf die Einwirkung der gelben Umgebung zurückgeführt werden, denn erstens hatte die in Fig. **12** abgebildete Mutter des Tieres viel schmälere schwarze Längsstreifen als das in Fig. **39a** abgebildete Exemplar, und ist zweitens gar kein nachweisbarer Unterschied in der Breite der betreffenden schwarzen Streifen zwischen diesem Gelbtier und einem entsprechend großen Schwarztier (Fig. **40a**) zu konstatieren.

Vergleichen wir nun die beiden Stadien des Farbenkleides des zweiten überlebenden Gelbtieres (Fig. **13e** und **39e**) miteinander, so fällt hier zunächst wieder die Vermehrung des Schwarz in der dorsalen Mittelregion in die Augen. In bezug auf die Verschmälerung der schwarzen Seitenstreifen kann man sich hier aber etwas bestimmter äußern, denn man kann in Fig. **13e** auf der rechten Seite an den etwas aufgehellten schwarzen Stellen den Beginn des Auftretens von Gelb schon wahrnehmen. Auch an der rechten Hinterextremität hat das Gelb etwas zugenommen, und selbst am Rücken, wo in der Mittelregion das Schwarz bedeutend zugenommen und das Gelb abgenommen hat, ist an einzelnen Stellen eine Vermehrung des Gelb eingetreten. Das gilt zunächst von der rechten Seite des gelben Rückenstreifen, der in Fig. **13e** tiefe Einbuchtungen zeigt, die in Fig. **39e** nicht ganz verschwunden, aber ausgeglichen sind, und das gilt weiter von der Unterbrechungsstelle des Gelb durch Schwarz an der linken Seite, die in Fig. **13e** breiter ist als in Fig. **39e**. Aber es sei nochmals betont, daß diese Vermehrung des Gelb nicht auf Rechnung der gelben Umgebung zu setzen ist, denn erstens hat auch das Schwarz auf Gelb zugenommen, zweitens ist die Mutter noch viel gelber, und drittens werden wir eine viel bedeutendere Zunahme des Gelb in schwarzer Umgebung kennen lernen.

Die vier Tiere aus schwarzer Umgebung, welche am 28. u. 29. VI. 1917 zum ersten Male gezeichnet wurden und in Fig. **14a–d** abgebildet sind, sind alle am Leben geblieben und haben sich seitdem außerordentlich verändert, wie die am 28. IX. 1918 angefertigten neuen Zeichnungen (Fig. **40a–d**) aufs deutlichste erkennen lassen. Ein Vergleich der beiden Abbildungsreihen untereinander verblüfft geradezu durch seine eindringliche Sprache. In den 15 Monaten, welche zwischen den beiden Aufnahmen liegen, hat das Gelb bei allen vier Exemplaren in ganz außerordentlichem Maße zugenommen, obwohl die Tiere der Einwirkung des schwarzen Untergrundes ausgesetzt waren.

Betrachten wir nun die Tiere im einzelnen, so sehen wir an den Fig. **14a** und **40a**, daß das Gelb am Kopfe, an allen vier Extremitäten und auf dem Rücken zugenommen

hat, denn die beiden gelben Längsstreifen sind verhältnismäßig breiter geworden und der rechte Längsstreifen mit dem darauffolgenden kleinen Fleck verschmolzen. Auch eine Verschmälerung der schwarzen Seitenstreifen ist eingetreten, von der man schon Andeutungen am 28. VI. 1917 wahrnehmen konnte. Nur am Ende des Schwanzes hat das Schwarz etwas zugenommen.

In Fig. **40b** hat ebenfalls das Gelb ganz gewaltig überhand genommen. Am Kopf, an allen vier Extremitäten und auf dem Rücken. Auf letzterem sind die gelben Streifen im Verhältnis zu den schwarzen nicht nur breiter, sondern sie sind auch einheitlicher geworden, was sich namentlich auf der linken Seite erkennen läßt. Rechts ist dagegen die Verschmelzung des einen Lendenfleckes mit dem anschließenden Schwanzfleck erfolgt. Am Schwanz haben sich die schwarzen Flecke etwas erweitert, und ganz vorn hinter dem Kopfe ist der ganz kleine mediane gelbe Streifen durch Schwarz ersetzt worden, was kein Wunder ist, da die *varietas taeniata* die Tendenz zeigt, die dorsale Mittelregion mit der Doppelreihe von Giftdrüsen möglichst frei von Gelb zu halten. Das Gelb an den Flanken hat sich dagegen vermehrt und dadurch eine Verschmälerung der schwarzen Seitenstreifen herbeigeführt.

Riesig ist die Vermehrung des Gelb bei dem in Fig. **14c** und **40c** dargestellten Tier. Kopf, Extremitäten, Rücken und Flanken sind viel gelber geworden als sie früher waren. Die beiden gelben Längsstreifen sind im Verhältnis zu den schwarzen breiter und einheitlicher geworden. Links zeigt der Längsstreifen von vorn bis zur Schwanzspitze nur eine Unterbrechung dicht hinter dem Parotidenfleck; aber auch da ist die schwarze Unterbrechungsstelle ebenso wie die entsprechende an der rechten Seite schon schmäler geworden. Der rechte gelbe Längsstreifen ist dann noch einmal in der Lendengegend unterbrochen, aber auch diese schwarze Strecke ist schon bedeutend eingeengt worden. In der Mitte der Dorsalseite des Schwanzes hat das Schwarz zwar etwas zugenommen, dafür aber an seinen Seiten das Gelb.

Auch an dem vierten Tier (Fig. **14d** und **40d**) läßt sich die Zunahme des Gelb an Kopf, Gliedmaßen, Rücken und Flanken konstatieren, obgleich dasselbe auch schon früher ziemlich einheitliche gelbe Rückenstreifen besaß.

Trotz der auffallenden Vermehrung des Gelb in schwarzer Umgebung sind aber die vier Tiere doch noch dunkler als die in der gelben Schale geblieben, namentlich weil bei den letzteren die Rückenmitte kein kontinuierliches schwarzes Band aufweist. Diese Differenz rührt aber vom Larvenleben her und ist nicht erst nach dem Larvenleben durch die Einwirkung des schwarzen und gelben Untergrundes entstanden, wie es nach Kammerers Angaben sein müßte.

e) Die Weiterzucht der Tiere des fünften Versuches.

Dieser Versuch war derjenige, bei dem sich die gelbe und schwarze Kultur nicht so deutlich in bezug auf den Reichtum an Gelb unterschieden, wie die vorher beschriebenen Zuchten. Da er außerdem noch nicht so alt ist, wie die anderen, und ich in einer späteren Mitteilung noch einmal auf die Weiterzucht der Salamander in gelber und schwarzer Umgebung zurückkommen werde, nachdem eine längere Zeit nach der Verwandlung verstrichen sein wird, als das jetzt der Fall ist, so will ich mich hier, wie bei Besprechung des ersten Probeversuches, kürzer fassen und nicht jedes einzelne Tier gesondert beschreiben.

Fassen wir zuerst die Tiere in gelber Umgebung ins Auge, so ist auch hier bei sämtlichen der neun überlebenden Exemplare bis auf einen, der keine wesentliche Veränderungen des Farbenkleides zeigte, das Gelb reduziert worden. Die Tiere wurden am 21. XI. 1918 vor Niederschrift dieser Zeilen zum letzten Male eingehend mit den früheren Zeichnungen und Photographien und mit dem Tiere aus schwarzer Umgebung verglichen. Die Reduktion des Gelb auf gelbem Hintergrund zeigte sich wie sonst an einer Einschmelzung des Gelb namentlich an den median gelegenen Rändern der gelben Flecke, an einer Auflösung der Querbinden, an einer Aufteilung komplizierter gestalteter Flecke in zwei oder mehrere und an einem Regelmäßigerwerden ursprünglich unregelmäßig geformter Flecke durch Einschmelzung von Vorragungen und Glätten der Umrisse. Die bedeutendsten Reduktionen an Gelb wurden bei den beiden in Fig. **16b** und **16c** abgebildeten Exemplaren konstatiert, während bei dem in Fig. **16a** dargestellten Tier die Rückbildung des Gelb am geringsten war. Es hatte hier nämlich das Gelb nur an der Schnauze abgenommen, während die sonstigen Veränderungen nur darin bestanden, daß die gelben Flecke regelmäßiger und zum Teil auch größer geworden waren. Die Querbinden in der Lendengegend und am Schwanze waren noch nicht aufgelöst, ja es hatte sogar das Gelb an letzterem etwas zugenommen, so daß an zwei Stellen Flecke in der Mittellinie zusammengetroffen waren.

Auch an dem in Fig. **16f** abgebildeten Individuum konnte sowohl Reduktion wie Produktion von Gelb konstatiert werden. Erstere äußerte sich in Verkleinerung des Schnauzenfleckes, Verschmälerung der ersten und Auflösung der zweiten Querbinde. Außerdem war die dritte Querverbindung im Verschwinden begriffen, und der bei diesem Prozeß entstehende linke Fleck arg verkleinert worden. Sonst aber hatten die Seitenflecke an Größe zugenommen, hatte also Produktion von Gelb stattgefunden. Es wäre aber ganz verkehrt, solche kleine Vermehrungen des Gelb auf die gelbe Umgebung zurückzuführen, da dieselben auch in schwarzer beobachtet worden, und neben ihnen auch Reduktion des Gelb auf gelber Unterlage vorkommt. Es spricht sich eben in solchen Veränderungen die Entfaltung von Vererbungsanlagen aus, welche die Tiere von ihren Vorfahren erhalten haben, und welche ohne Rücksicht auf die Farbe der Umgebung in Erscheinung treten. So werden allmählich aus unregelmäßig gezeichneten jungen Tieren durch Auflösung von Gelb namentlich in der dorsalen Mittelregion und bisweilen auch durch Produktion von Gelb an anderen Stellen mehr regelmäßig gezeichnete Formen, welche rechts und links vom schwarzen Mittelfeld eine Reihe verschieden großer gelber Flecken aufweisen.

Wenden wir uns jetzt den Tieren in schwarzer Umgebung zu und studieren wir die Veränderungen, welche dieselben seit dem 25. III. 1918, wo sie gezeichnet wurden, erfahren haben, so stößt man, wie schon kurz bemerkt wurde, auf ganz ähnliche Prozesse wie bei den Tieren in gelber Umgebung. Es wird Gelb an manchen Stellen aufgelöst, während es an anderen neu gebildet wird. So ist bei dem in Fig. **17a** dargestellten Exemplar der Schnauzenfleck verschwunden, die zweite Querbinde aufgelöst, und der Doppelfleck an der Schwanzwurzel in einen vorderen und einen hinteren geteilt. Bei dem Tier (Fig. **17b**) ist auch der kleine Schnauzenfleck ausgetilgt und die Querbinde zwischen den beiden Parotidenflecken fast ganz reduziert, während bei demselben Tier die ersten beiden Flecke zu einem einzigen verschmolzen sind, der durch Einschmelzung des ventralen Fortsatzes außerdem regelmäßiger geworden ist. Bei dem in Fig. **17d** wieder-

gegebenen Tier ist auf der rechten Seite der erste Längsstreifen mit dem Parotidenstreifen und der zweite kleinere Fleck mit dem dritten größeren verschmolzen, so daß also hier Produktion von Gelb auf schwarzer Unterlage stattgefunden hat, während sich am Schwanze desselben Tieres durch Auflösung der beiden Querbinden eine Reduktion von Gelb vollzog. Ganz ähnliche Veränderungen wie bei diesem Tier wurden auch bei der Weiterzucht jenes konstatiert, das in Fig. **17c** dargestellt ist. Hier war außerdem ein Phänomen recht deutlich, das zwar nicht verwunderlich ist, aber doch verdient, noch besonders hervorgehoben zu werden: die gelben Flecke hatten sich mit dem Wachstum des Tieres vergrößert.

C. Die Ergebnisse der Weiterzucht der Tiere in weißer Umgebung.

Da die vorn S. 22ff. geschilderten Zuchten in weißer Umgebung bis auf die ersten zwei, welche aber nicht weitergeführt wurden, neueren Datums sind, so könnte ich in dieser Arbeit zunächst noch gar nicht über länger andauernde Experimente mit weißer Unterlage berichten, wenn ich nicht alte Weißkulturen von ganz anderen Versuchsreihen her besäße. Da Fischel[1] angibt, daß höhere Temperatur bleichend, niedere aber verdunkelnd auf die Larven vom Feuersalamander wirkt, so hielt ich es für möglich, recht gelbe Individuen zu züchten, wenn die Larven nicht nur in weißer Schale, sondern auch in warmer Temperatur großgezogen werden, und auf der anderen Seite recht schwarze zu bekommen, wenn die Tiere in kaltgestelltem dunklen Gefäß ihr Larvenleben durchmachten. Deshalb begann ich am 17. I. 1917 einen Versuch, der erstens aus einer warm gehaltenen Weißkultur, zweitens aus einer kühl gestellten Weißkultur und drittens aus einer kühl gestellten Zucht in brauner Tonschale bestand. Die Temperatur der Wärmekultur betrug gewöhnlich 20—25° C, stieg selten bis 28° C, sank aber an kalten Tagen öfter unter 20°. Die kühl gehaltenen Zuchten waren dagegen bis Ende April 1917 einer Temperatur von 5½°—11°, höchst selten 12° C. ausgesetzt. Als dann freilich im Mai 1917 plötzlich die große Wärme einsetzte, stieg die Temperatur im Keller bald auf 18°, ja im Juni sogar auf 21° C. Die Folge davon war, daß die „kühl" gestellten Kulturen auch bei verhältnismäßig hohen Temperaturen ihre Verwandlung durchmachten, so daß es kaum zu verwundern ist, daß zwischen der Weißkultur in Wärme und der in „Kälte" kein deutlicher Unterschied konstatiert werden konnte. Infolge des hohen Temperaturanstieges im Keller des zoologischen Institutes sind mir im Sommer 1917 noch zwei andere Versuchsreihen mit hoher und niederer Temperatur verdorben worden. Infolgedessen sind die drei Versuche nur noch als Zuchtversuche in weißer Umgebung zu benutzen. In dieser Hinsicht lehren sie nun, daß die Tiere auf Weiß im Laufe der Zeit ganz dieselben Veränderungen ihres Farbenkleides erfahren, die wir bei der Weiterzucht der Gelbtiere auf Gelb bereits kennen gelernt hatten. Besaßen also die jungen Salamander, weil sie ihr Larvenleben in weißer Umgebung hingebracht hatten, eine starke Vermehrung des Gelb, die sich durch ein Zusammenfließen der Rückenflecke zu größeren Komplexen namentlich in der dorsalen Mittellinie äußerte, so trat bei Weiterzucht auf weißem Untergrund eine Reduktion des Gelb und zwar besonders in der mittleren Rückenregion ein. Dies zeigt z. B. sehr schön das in Fig. **41a** abgebildete Tier aus der am 17. I. 1917 angesetzten Kultur. Es hatte sich am 14. III. 1917 aus einer Larve entwickelt, die schon

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47, 1896, S. 719.

vor der Verwandlung wunderschön gelb gezeichnet war. Diese erste Zeichnung wurde am 19. VII. 1917 angefertigt, während die zweite (Fig. **41b**) am 24. XI. 1918 hergestellt wurde. Die erste der beiden Abbildungen zeigt, daß der Rücken vom Kopf bis fast zur Schwanzspitze in der Mitte von einem breiten gelben Band bedeckt ist, das an den Seiten einige mehr oder weniger tiefe schwarze Einbuchtungen aufweist. Nach 16 Monaten (Fig. **41b**) hat sich das Bild bedeutend verändert. Man sieht, daß das gelbe Band durch Zunahme des schwarzen Pigmentes in der Mittelregion und durch Vertiefung der schwarzen seitlichen Einschnitte oder gar ihr Zusammenfließen in der Mitte in zwei Reihen seitlicher gelber Flecke aufgelöst werden soll. Auf der linken Seite ist außerdem der gelbe Verbindungsstrang zwischen dem gelben Rücken- und dem gelben Flankenstreifen zurückgebildet worden. Kurz man sieht, daß das Tier, welches anfangs nicht die Charaktere der *varietas taeniata* aufwies, dieselben allmählich bekommt. Einen einfacheren Fall zeigt das in Fig. **42a** und **b** in zwei Stadien abgebildete Tier. Dasselbe stammt aus einer Versuchsreihe, welche am 8. II. 1917 angesetzt wurde. Die Larven dieses Versuches nahmen in der weißen, warm gehaltenen Schüssel bis auf eine nicht die schöne helle Farbe an wie in den anderen Weißkulturen. Die Folge davon war, daß auch die jungen verwandelten Salamander im Vergleich zu der hier ebenfalls auf braun gezüchteten Kontrollkultur nicht so viel Gelb auf dem Rücken besaßen wie sonst. Trotzdem waren auch bei diesem Tier in der Jugend (Fig. **42a**) einige gelbe Querbinden auf Rücken und Schwanz vorhanden, welche der Mutter fehlten, die ein breites schwarzes Band in der dorsalen Mittelregion und rechts und links von dieser isolierte gelbe Flecke besaß. Diese erste Aufnahme wurde am 25. IX. 1917 angefertigt, die zweite (Fig. **42b**) dagegen am 25. XI. 1918. Ein Vergleich der beiden Abbildungen ergibt, daß das Gelb am Kopfe zwar insofern etwas zugenommen hat, als die beiden gelben Orbitalflecke durch eine Brücke verbunden sind, daß aber auf dem Rücken und Schwanz eine Reduktion des Gelb an verschiedenen Stellen stattgefunden hat. So sind zunächst die beiden vorderen Längsstreifen von den beiden gelben Parotidenflecken getrennt worden. Außerdem hat ihre ursprünglich doppelte Verbindung untereinander durch Auflösung der beiden Querbinden aufgehört. Am Schwanze hat sich der erste komplizierte gelbe Fleck in einen längeren rechten und kleineren linken durch Verdrängen des Gelb durch Schwarz in der Mittelregion aufgeteilt, und sind auch die beiden folgenden gelben Querbinden auf dieselbe Weise in einen rechten und linken Fleck zerfallen. So ist also die mehr bilaterale Anordnung der gelben Flecke wie bei der Mutter zustande gekommen.

Es lassen sich also bei Weiterzucht der Tiere, die ihr Larvenleben in weißer Schale verbracht haben, in weißer Umgebung im Prinzip ganz dieselben Veränderungen am Farbenkleid feststellen, die wir in gelber und schwarzer Umgebung schon kennen gelernt haben, und die man auch in brauner, so kann ich noch hinzufügen, wahrnehmen kann, die also gar nichts mit der Farbe der Umgebung zu tun haben, sondern von der erblichen Veranlagung des verwendeten Salamandermaterials abhängen.

Ich muß nun schließlich noch auf eine Angabe Kammerers zurückkommen, welche vorn S. 22 schon einmal erwähnt wurde. Er gibt nämlich an, daß die gelben Flecke von Salamandern, die auf sehr hellem, beinahe weißem Donausand gehalten wurden, nach mehr als volljährigem Aufenthalte kaum mehr gelb zu nennen waren, so stark seien sie ausgebleicht gewesen. Er stellte auf dieses Resultat hin noch weitere Versuche mit schneeweißem Glassand und auch mit weißem Papier in einem leeren Glasgefäß

als Substrat an und erhielt dabei ein ganz entsprechendes Ergebnis: „Die gelben Flecken behielten nur noch einen kaum merklichen Stich ins Gelbliche, sahen ohne Kontrast der weißen Unterlage und ohne sehr genaues Hinsehen wirklich weiß aus.“ Die Versuchsdauer betrug in diesem Falle 1 ½ Jahr. So lange, ja zum Teil noch länger habe ich nun auch das Versuchsmaterial meiner Wärmeexperimente in weißer Umgebung großgezogen, ohne aber jemals weder im Warmen noch im Kühlen das starke Ausbleichen der gelben Flecke bis fast zu Weiß beobachtet zu haben. Ebensowenig habe ich in den Kontrollzuchten zu meinen vorn beschriebenen Helligkeitsversuchen, die auf weißlackierten Brettern standen und zum Teil auch jetzt noch stehen, bei irgend einem Individuum dies Ausbleichen der gelben Flecke bis fast zu Weiß konstatieren können, obwohl die Tiere sich seit ihrer Verwandlung länger als zwei Jahre auf dem weißen Substrat[1] befinden. Man kann zwar bei kranken Tieren ganz selten einmal das Ausbleichen der gelben Flecke bis zu dem von Kammerer angegebenen Grade beobachten, aber mit der Farbe des Untergrundes resp. mit der größeren Lichtmenge, die der letztere reflektiert, hat dieses Phänomen nichts zu tun. Wie erklären sich diese negativen Befunde in meinen Kulturen?

Kammerer gibt an, daß zu dem Gelingen der Versuche eine hohe Lichtintensität notwendig ist, denn stehen dieselben in dem durch Oberlicht beleuchteten Raum nicht auf dem obersten Fach der Etagere, sondern auf dem nächst tieferen, so tritt die Ausbleichung der gelben Flecke nicht ein, „mag der Boden noch so hell, mag er selbst rein weiß sein“. Man könnte infolge dessen meinen, daß meine Versuche nicht genügend beleuchtet waren. Für die Versuche im Kühlen, welche im Keller gehalten wurden, wäre dieser Einwand berechtigt, aber für die Wärme- und die Kontrollkulturen zu den Helligkeitsversuchen scheint er mir es gar nicht zu sein, da die Zuchtgefäße dicht an sehr hohen Fenstern standen und somit reichlich Licht erhielten. Übrigens sei im Anschluß hieran noch einmal darauf hingewiesen, daß meine Versuche mit verschiedenen Lichtintensitäten gerade im Gegenteil ein Hellerwerden der gelben Flecke mit abnehmender Lichtintensität ergeben haben, wenn die Flecke selbst in Dunkelheit auch nicht weißlich, sondern nur zitronengelb werden.

D. Zusammenfassung der Resultate der Weiterzucht, ihr Vergleich mit den Kammererschen und Diskussion der Gründe ihrer Abweichung von letzteren.

a) Zusammenfassung der Resultate der Weiterzucht.

Wir haben in den vorigen Abschnitten festgestellt, daß bei der Weiterzucht der Tiere, welche während ihres Larvenlebens einer gelben oder weißen Umgebung ausgesetzt waren, unter Fortdauer derselben Versuchsbedingungen eine Reduktion des Gelb stattfindet. Diese Einschmelzung des Gelb äußert sich besonders in der dorsalen Mittelregion, aber auch hier und da an den Seiten und hat die Aufteilung größerer komplizierterer Flecke in zwei oder mehr isolierte und durch Rückbildungen von unregelmäßigen Vorragungen ein Regelmäßigerwerden der einzelnen Flecke zur Folge. Das Resultat dieser Veränderungen ist die Anordnung

[1] In diesen Versuchen handelt es sich zwar nur um einen weißen Untergrund im strengen Sinne des Wortes, nicht um eine weiße Umgebung, aber von den Versuchen Kammerers mit hellem Donau- oder weißem Glassand gilt dasselbe.

gelber Flecke und Streifen von verschiedener Länge rechts und links von der schwarzen Mittelregion des Rückens.

In einzelnen Fällen konnte auch eine geringfügige Vermehrung des Gelb beobachtet werden, insofern als — was ganz selten vorkam — zwei schon vorher ganz dicht beieinander liegende Flecke sich vereinigten, oder indem an demselben Fleck an einer Stelle Vermehrung des Gelb an einer anderen Einschmelzung stattfand. Es ist bezeichnend, daß solche Vorkommnisse gerade an solchen Individuen zu konstatieren waren, welche während ihrer Metamorphose verhältnismäßig wenig Gelb erworben hatten, wie dies bei den beiden in Fig. **16e** und **f** abgebildeten Individuen der Fall war. Daß außerdem eine Vergrößerung der gelben Flecken mit dem allgemeinen Wachstum der Tiere Hand in Hand gehen kann, ist kein besonderes Problem, sondern eine Selbstverständlichkeit, wie bereits Werner bemerkt hat.

Bei der Weiterzucht der Schwarzkulturen konnte ebenfalls eine Reduktion des Gelb wahrgenommen werden, die sich auf ganz dieselbe Weise wie in gelber und weißer Umgebung vollzog und zu denselben Resultaten führte. Es konnte aber außerdem auch eine Vermehrung des Gelb in schwarzer Umgebung festgestellt werden, und zwar häufiger und bisweilen auch in einem viel bedeutenderen Grade als in den Gelbkulturen, wie das bei dem vierten Versuch in Erscheinung trat. Die Vermehrung des Gelb fand in den Schwarzkulturen auf dreierlei Weisen statt. Erstens konnten ursprünglich getrennte gelbe Flecke durch Verdrängung des Melanins zwischen ihnen zu einheitlichen verschmelzen. Zweitens konnte eine Verbreiterung der gelben Streifen auf Kosten des Schwarz sich vollziehen, also eine relative Abnahme des Schwarz in schwarzer Umgebung eintreten, und drittens konnten sogar neue gelbe Flecke entstehen.

Von diesen drei Arten der Vermehrung des Gelb auf schwarzer Unterlage wurde Verschmelzung ursprünglich getrennter gelber Flecke bei der Weiterzucht des zweiten, vierten und fünften Versuches wahrgenommen. Außerdem kann man auch bei dem auf Tafel I abgebildeten Tier (Fig. **3a—c**) aus schwarzer Umgebung die Verschmelzung des ersten kleinen gelben Fleckes der linken Seite mit dem darauf folgenden langen konstatieren. Verbreiterung der gelben Streifen auf Kosten des Schwarz wurde in sehr deutlicher Weise bei Weiterzucht des vierten Versuches gesehen, und Neubildung gelber Flecke endlich im letzteren und im zweiten. Da die Entstehung neuer gelber Flecke in schwarzer Umgebung hinsichtlich der ganz anderen Ergebnisse Kammerers von besonderer Bedeutung sind, so seien hier noch ein Paar Beispiele angeführt.

In Fig. **43a—c** sind drei Stadien des Farbenkleides eines Tieres wiedergegeben, das aus jenem Versuch mit schwarzem Untergrunde stammt, der am 10. V. 1915 angesetzt wurde, und in dem ich zum ersten Male die Reduktion des Gelb in schwarzer Umgebung wahrnahm, wie vorn S. 5 auseinandergesetzt wurde. In Fig. **43a** sehen wir nun, abgesehen von Stellen der Reduktion des Gelb auch eine Stelle der Neubildung eines gelben Fleckes. Es ist dies die weißpunktierte Partie mit zwei etwas größeren weißen Punkten in ihrem Bereich an der linken Seite der hinteren Rumpfregion. Im Leben sah diese Stelle ölgrün aus und ließ zwei gelbliche Punkte in ihrem Innern erkennen. In Fig. **43b** vom 17. VI. 1917 sehen wir nun, wie sich an demselben Orte drei kleine, dicht beieinander liegende gelbe Flecke entwickelt haben, die aber noch nicht die satte Farbe der anderen gelben Flecke aufweisen. In Fig. **43c**, die ca. 15 Monate später als Fig. **43b**

angefertigt wurde, sind endlich die drei kleinen Flecke zu einem größeren Fleck von derselben Farbe wie die anderen verschmolzen.

Einige Exemplare mit neu entstehenden gelben Flecken habe ich auch in einer Schwarzkultur beobachtet, welche als von oben beleuchtete Kontrolle zu einer von oben schwarz zugedeckten und von unten beleuchteten Zucht diente. Die Versuchsreihe wurde vom 31. X.—6. XI. 1916 angesetzt, d. h. es wurden die von einem Weibchen im Verlaufe einer Woche geborenen Jungen sofort nach Geburt auf die beiden Versuchsgefäße verteilt. An den dunkelsten Tieren der von oben beleuchteten Zucht auf schwarzem Untergrund traten im Laufe des Frühjahrs und Sommers hier und da ölgrüne Flecke am Rücken auf, die z. T. schon einen kleinen gelben Herd erkennen ließen. In Fig. **44** ist ein solches Individuum nach einer Photographie vom 6. VIII. 1918 abgebildet. Man sieht in dem Bilde im Bereich des Schwarz einige matte verschwommene Stellen, von denen eine auf der rechten Seite auch schon einen kleinen gelben Herd aufweist. Am 28. XI. 1918 war der erste ölgrüne Fleck der linken Seite auf der Höhe der linken Vorderextremität zu einem richtigen gelben Flecken geworden. Dasselbe war der Fall mit dem hinteren der beiden ölgrünen Flecke, welche auf der rechten Seite zwischen den beiden größeren und weit voneinander befindlichen gelben Flecken liegen, und von denen der hintere auf der Photographie in Form eines hellen Punktes schon einen Herd gelben Pigmentes aufweist. Der vordere dieser beiden ölgrünen Flecke ist seit dem 6. VIII. 1918 auch schon deutlicher geworden. In schwarzer Umgebung können also bestimmt neue gelbe Flecke entstehen.

Schließlich wurde auch in schwarzer Umgebung bei manchen Tieren deutlich beobachtet, daß vorhandene gelbe Flecke mit dem allgemeinen Wachstum des Tieres an Größe zunehmen können, wie das auch in gelber Umgebung konstatiert werden konnte.

Trotz der Veränderungen, die sich am Farbenkleid der verwandelten Salamander in gelber und schwarzer Umgebung vollziehen, bleibt aber doch immer noch ein Unterschied im Grade der Gelbfärbung der Tiere in den Gelb- und Schwarzkulturen erkennbar, vorausgesetzt, daß der Unterschied gleich nach der Verwandlung überhaupt deutlich war. Diese im Durchschnitt reichere Gelbfärbung der Tiere der Kulturen in gelber Umgebung ist aber ausschließlich auf Rechnung des Einflusses des gelben Hintergrundes auf die Tiere während des Larvenlebens zu setzen und hat mit den von Kammerer angegebenen Veränderungen verwandelter Tiere in gelber und schwarzer Umgebung nichts zu tun.

Wollen wir uns die Veränderungen des Farbenkleides im postlarvalen Leben in gelber oder weißer und schwarzer Umgebung erklären, so würde man etwa zu folgenden Überlegungen gelangen: Das den Tieren angeborene Farbenkleid ist durch die künstlich gesetzten Versuchsbedingungen während des Larvenlebens infolge des Ineinandergreifens von physiologischem und morphologischen Farbenwechsel derartig modifiziert worden, daß in den Gelb- oder Weißkulturen ein Plus und in den Schwarzkulturen ein Minus an Gelb erzeugt wurde. Im postlarvalen Leben, wo von dem physiologischen Farbenwechsel nichts mehr zu sehen ist, findet nun eine Ausgleichung dieses Plus und dieses Minus statt, so daß also das angeborene Farbenkleid jetzt wieder mehr hervorzutreten beginnt. Diese Ausgleichsprozesse vollziehen sich in derselben Richtung, in der auch die postlarvale Veränderung des Farbenkleides in der Natur ohne Anwendung künstlicher Böden stattfindet, d. h. es bildet sich aus einem mehr unregelmäßigen Farben-

kleid mit viel mehr Gelb in der dorsalen Mittelregion als auf späteren Stadien allmählich ein mehr regelmäßiges heraus, das rechts und links von dem schwarzen Mittelfeld eine Reihe kleinere oder größere gelbe Flecke und nur selten noch eine Querbinde zwischen den beiden Fleckenreihen über die Rückenmitte hinweg aufweist.

Kehren wir nun nahe am Ende unserer Untersuchungen zum Anfangskapitel zurück, indem zum ersten Male die Reduktion des Gelb in schwarzer Umgebung geschildert und die Frage aufgeworfen wurde, ob in dieser Reduktion des Gelb der Einfluß des schwarzen Untergrundes oder einfach der Ablauf der postlarvalen Veränderung des Farbenkleides zu sehen sei, so können wir jetzt diese Alternative im Sinne der zweiten Möglichkeit entscheiden.

Um den Einfluß der farbigen Böden auf das Farbenkleid des Salamanders im postlarvalen Leben zu retten, wäre es noch denkbar, daß die Reduktion des Gelb in schwarzer Umgebung stärker ist als in gelber, und daß umgekehrt an anderen Stellen der Haut auf gelbem Boden mehr Gelb gebildet wird als auf schwarzem; aber meine bisherigen Erfahrungen sprechen gerade für das Gegenteil. Ich habe in meinen Schwarzkulturen z. T. eine größere Produktion von Gelb (z. B. in der vierten Versuchsreihe) und in den Gelbkulturen eine größere Produktion des Schwarz konstatieren können. Es hängt diese Reduktion und Produktion von Gelb einfach davon ab, wie groß das während des Larvenlebens erworbene Plus oder Minus an Gelb im Vergleich zu der angeborenen Menge an Gelb ist.

Es ist nach allem Vorstehenden klar, daß ich in bezug auf die Veränderung der Zeichnung im postlarvalen Leben des Feuersalamanders ganz mit Megušar und Werner[1] übereinstimme, von denen der letztere sagt, „daß es einen morphologischen Farbenwechsel nur insofern gibt, daß während der postembryonalen Entwicklung gewisse Zeichnungsformen einander ablösen, d. h. die phylogenetisch älteste, die bei der Jugendform auftritt, allmählich (und zwar ohne Rücksicht auf die Umwelt) durch eine andere ersetzt wird.“ Will man die Müllersche Rekapitulationshypothese auf meine Beobachtungen anwenden, so müßte man sagen, die *varietas taeniata* mit der mehr regelmäßigen Zeichnung wäre die phylogenetisch jüngere, die *varietas typica* mit der unregelmäßigen Fleckenzeichnung die ältere Form. Bei der Entwicklung der Zeichnung würde also von der *varietas taeniata* die unregelmäßige Fleckung der *typica* wiederholt.

b) Vergleich der Resultate mit den Kammererschen und Diskussion der Gründe ihrer Abweichung von letzteren.

Es bedarf nach der Schilderung der Resultate der Weiterzucht meiner Gelb- und Schwarzkulturen kaum noch der besonderen Erwähnung, daß dieselben die Kammererschen nicht nur nicht bestätigen, sondern ihnen sogar in mancher Hinsicht geradezu entgegengesetzt sind. In gelber Umgebung wurde nämlich weder das Zusammenfließen einzelner gelber Flecke zu großen Komplexen, noch das Entstehen neuer Flecke, wohl aber die Aufteilung ursprünglich unregelmäßig gestalteter komplizierter Flecke in zwei oder mehr kleinere beobachtet, so daß es also zu einer Reduktion des Gelb auf gelber Unterlage kommen konnte. Nur in seltenen Fällen konnte einmal das Zusammenfließen dicht beieinander liegender gelber Flecke konstatiert werden, doch darf das nicht auf den Einfluß der gelben Umgebung ursächlich zurückgeführt werden, da auf schwarzem

[1] Biol. Centralblatt Bd. 35. 1915, S. 176.

Boden öfter solche Verschmelzungen von gelben Flecken beobachtet wurden. Ja sogar Neubildungen von gelben Flecken konnte an Tieren in schwarzer Umgebung hier und da festgestellt werden. Freilich wurde auch auf Schwarz das Gelb des Rückens mit zunehmendem Alter der Salamander reduziert, wenn das frisch verwandelte Tier recht unregelmäßig geformte gelbe Flecke und besonders auch reichlich Gelb in der Mittelpartie des Rückens aufwies, aber das ist keine Wirkung der schwarzen Umgebung, sondern ebenso wie die ganz entsprechenden Prozesse in den Gelbkulturen einfach die Folge der postlarvalen Veränderungen des Farbenkleides der jungen Salamander. Hat man die letzteren nicht nur nach ihrer Verwandlung, sondern, wie ich dies immer tat, schon während ihres Larvenlebens in gelber und schwarzer Umgebung gehalten, so sind zwar die jungen verwandelten Tiere der Gelbkulturen im Durchschnitt gewöhnlich deutlich gelber als die Tiere der Schwarzkulturen, aber ausgeprägter wird dieser Unterschied nicht, wenn er sich auch trotz der postlarvalen Veränderungen des Farbenkleides noch auf späteren Stadien erhalten kann. Dieselbe Wirkung wie eine gelbe hat im Gegensatz zu Kammerers Behauptung eine weiße Umgebung, in der ich übrigens nicht wie Kammerer die gelben Flecke so verblassen sah, daß sie fast weiß erschienen.

Nach den Angaben desselben Forschers hätte ich eigentlich als Folge meiner Versuchsanordnung auch die Entstehung neuer Flecke konstatieren müssen und zwar in den Gelbkulturen, wenn wir von den Extremitäten absehen, sowohl auf Rücken wie Bauch und in den Schwarzkulturen nur am Bauch. Lassen wir die Extremitäten beiseite, so habe ich aber auf dem Rücken der Gelbtiere trotz der feuchten Umgebung bisher nie die Entstehung neuer gelber Flecke beobachtet, während ich gerade bisweilen solche auf dem Rücken der Tiere in schwarzer Umgebung auftreten sah, was wieder nicht mit Kammerers Angaben übereinstimmt. Das Erscheinen dieser neuen Flecke läßt sich auch nicht auf die Feuchtigkeit der Kulturen zurückführen, denn in diesem Falle müßten sie in den Gelbkulturen auch aufgetreten sein und sich außerdem in allen meinen Kulturen, auch in den weißen, gezeigt haben, da alle in gleichem Grade feucht gehalten wurden. Für ihre Bildung sind infolge dessen nur innere Ursachen verantwortlich zu machen. Das Auftreten vieler kleiner weißlicher oder gelblich-weißer Flecke am Bauche habe ich zwar auch in meinen Kulturen beobachtet, ohne aber sagen zu können, daß dasselbe von der Feuchtigkeit abhängig ist, denn dazu traten sie in viel zu wenigen Kulturen auf. Da ich einmal in einer matt beleuchteten Schwarzkultur unter sechs Stück bei drei viele solche kleine Flecke am Bauche auftreten sah, so könnte ich mich eher veranlaßt fühlen, die matte Beleuchtung dafür verantwortlich zu machen; doch hüte ich mich sehr, einen solchen voreiligen Schluß zu ziehen.

Wie sind nun diese großen Differenzen zwischen meinen Befunden und den Angaben Kammerers zu erklären? Wie, um damit zu beginnen, kommt es, daß er die ganz auffallende Reduktion des Gelb auf gelbem Untergrund nie gesehen hat, obwohl dazu keine zwanzig-, sondern nur eine zweijährige Beschäftigung mit der Zeichnungsveränderung der Salamander im postlarvalen Leben notwendig ist? Der Zwiespalt erklärt sich in diesem Falle sicher zum Teil daraus, daß ich hier in Heidelberg mit der *varietas taeniata*, Kammerer in Wien dagegen meist mit der *varietas typica* gearbeitet hat, welche im Gegensatz zu ersterer Rasse im erwachsenen Zustand viel mehr Gelb in der Mittelregion des Rückens und viel häufiger Querbinden, welche über letztere hinüber ziehen, aufweist. Es ist also wohl anzunehmen, daß bei der *varietas typica* das einmal in dorsaler

Mittelpartie angelegte Gelb im Laufe der postlarvalen Zeichnungsveränderungen entweder überhaupt nicht oder nur selten wieder zurückgebildet wird. Dieser Unterschied im Versuchsmaterial kann die Divergenz unserer Angaben, wie schon bemerkt, nur teilweise aufklären, nicht ganz, denn KAMMERER hat auch die *varietas taeniata* zu seinen Versuchen benutzt und genügend Junge davon großgezogen. Da wäre es ganz sonderbar, daß er nichts von der Auflösung des Gelb in der dorsalen Mittelregion gesehen haben sollte. Ich glaube nun, daß er sie doch gesehen, aber im umgekehrten Sinne gedeutet hat. In Fig. 5 und 5a auf Taf. XIV seiner Arbeit bildet er nämlich das typische Bild der Auflösung einer gelben Querbinde in der dorsalen Mittellinie bei einem Tier in gelber Umgebung ab, das er selbst als Verschmelzung bezeichnet. Man merkt da zwischen einem rechten und einem linken Fleck eine schmale bereits mit Melanin durchsetzte Brücke, die sicher bei Weiterverfolgung desselben Exemplars ganz durchgefressen worden wäre. Leider bildet er weder das vorhergehende noch das nachfolgende Stadium desselben Tieres ab. Die wirklichen Verschmelzungen vollziehen sich nie mit solchen schmalen, mit Melanin durchsetzten Brücken, sondern es schieben sich die ganzen Ränder der gelben Flecke immer mehr gegeneinander vor, so daß das Schwarz zwischen ihnen immer mehr eingeengt wird und schließlich ganz verschwindet.

Zur Erklärung dafür, daß KAMMERER nichts von der Reduktion des Gelb namentlich in der Mittelregion des Rückens auf gelben Boden gesehen hat, könnte man vielleicht noch darauf hinweisen, daß ich schon die Larven in gelber Umgebung, er sie aber in neutraler großgezogen hat, doch ist darauf zu erwidern, daß mehr Gelb, als spätere Stadien aufweisen, von den Tieren nicht nur in gelber, sondern auch neutraler, ja mitunter sogar schwarzer Umgebung gebildet werden kann, und daß sich die Reduktion des Gelb dann später bei der Weiterzucht auf allen Böden vollzieht.

Fragen wir uns jetzt weiter, weshalb KAMMERER nicht auch die von mir konstatierte Vermehrung des Gelb, die gelegentliche Verschmelzung und Neuentstehung gelber Flecke auf schwarzem Boden beobachtet hat, so ist das nur so zu erklären, daß er sein Versuchsmaterial nicht genau genug kontrolliert hat.

Dasselbe gilt auch für das Übersehen der Tonveränderung des Gelb in Dunkelheit oder matter Beleuchtung, denn es ist doch wohl kaum anzunehmen, daß sich die Wiener Salamander in dieser Beziehung anders als die Heidelberger verhalten.

Unerklärlich ist mir auch die meinen Befunden entgegenstehende Angabe KAMMERERS, daß die gelben Flecke auf weißem Boden so stark ausbleichen sollen, daß sie fast weiß erscheinen.

Und wie steht es nun schließlich mit der wichtigsten Angabe von ihm, daß die gelben Flecke auf gelbem und feuchtem Boden sich an Zahl vermehren, sich vergrößern und untereinander verschmelzen sollen? Daß ich davon bis jetzt noch nichts sah, ist nicht durch die Verwendung verschiedener Salamanderrassen erklärbar, denn KAMMERER gibt an, daß das Gelb auf gelbem Boden auch bei der *varietas taeniata* auf Kosten des Schwarz zunimmt. Somit bleibt hier nur die Möglichkeit übrig, daß ich meine Kulturen in gelber Umgebung noch nicht lange genug gezüchtet habe, denn die älteste Zucht hat erst etwa 2¼ Jahre nach der Metamorphose hinter sich. Es ist also denkbar, daß die Tiere, welche in ihren ersten beiden Jahren nach dem Larvenleben eine Reduktion des Gelb auf gelbem Boden erkennen ließen, bei Weiterzucht eine Vermehrung, Vergrößerung und Verschmelzung der gelben Flecke zeigen werden. Es kommt mir diese

Möglichkeit aber deshalb etwas unwahrscheinlich vor, weil ich Schwarzkulturen, deren Tiere übrigens immer noch recht schön gelb gefleckt sind, zum Teil bereits 3¼ Jahre nach der Metamorphose weiter gezüchtet und dabei beobachtet habe, daß die großen Veränderungen, welche sich am Farbenkleid dieser Tiere vollzogen, in den ersten beiden Jahren stattfanden, daß dagegen die Veränderungen im dritten äußerst geringfügig waren, wie die Fig. **1**—**3** vorn zeigen. Es dürfte deshalb zu erwarten sein, daß auch die Veränderungen auf gelben Böden nach dem zweiten Jahre nur noch gering ausfallen werden. Die Versuche gehen weiter; ihr Resultat wird die endgültige Entscheidung über Kammerers Arbeiten bringen.

7. Die Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Werden Salamanderlarven, die von einer Mutter abstammen, von ihrer Geburt an in gelber und schwarzer Umgebung aufgezogen, so werden die aus ihnen hervorgehenden jungen Salamander gewöhnlich auf Gelb im Durchschnitt deutlich gelber als die auf Schwarz. Das rührt daher, daß die gelben Flecke in gelber Umgebung mehr als in schwarzer die Neigung haben, zu größeren Komplexen namentlich in der dorsalen Mittelregion miteinander zu verschmelzen, und daß auch an den Flanken die Tiere in Gelb im Durchschnitt mehr Gelb bekommen als in Schwarz.

2. Zu einem ganz ähnlichen Ergebnis gelangt man, wenn man die Larven anstatt in gelber in weißer Umgebung aufzieht.

3. Diese beiden ersten Resultate erklären sich durch den Befund, daß in heller (gelber oder weißer) Umgebung die Vermehrung der schwarzen Pigmentzellen gehemmt, die der hellen Chromatophoren, aus denen später die gelben Pigmentzellen hervorgehen, dagegen gefördert wird.

4. Da sich die Melanophoren der Larven in heller Umgebung kontrahieren, so kann man wiederum die Hemmung ihrer Vermehrung in ihr mit Hilfe des Babákschen Satzes erklären, daß dauernde Kontraktion die Vermehrung der Pigmentzellen hintenanhält. Die hellen Pigmentzellen sind mit ganz seltenen Ausnahmen auch in Schwarz expandiert, wenn sie auch im Durchschnitt darin weniger verzweigt sind als in Weiß oder Gelb. Es ist deshalb für diese Sorte von Pigmentzellen fraglich, ob bei ihnen der stärkere Expansionsgrad allein genügt, um ihre starke Vermehrung in heller Umgebung mit Hilfe des Babákschen Satzes völlig zu erklären, oder ob hier noch eine andere Wirkung der hellen Umgebung auf die Vermehrung der hellen Chromatophoren dazu kommt?

5. Das Verschwinden des Epidermispigmentes und der epithelialen Pigmentzellen über den gelben Flecken des verwandelten Salamanders ist auf eine formative Reizwirkung zurückzuführen, welche von den gelben Flecken auf die über ihnen liegenden pigmenthaltigen Zellen ausgeübt wird.

6. Die Wirkung des hellen (weißen oder gelben) Untergrundes einerseits und des schwarzen andererseits, ist nicht durch die verschiedene Lichtintensität zu erklären, denen die Larven in dem einen oder anderen Falle während ihrer Umbildung zu Landtieren ausgesetzt sind, denn herabgesetzte Helligkeit des einfallenden Lichtes oder gar Dunkelheit bringen nicht dieselben Effekte wie schwarze Umgebung hervor. Weiß und Gelb auf der einen und Schwarz auf der anderen Seite wirken nicht wie verschiedene Quantitäten, sondern wie verschiedene Qualitäten. Das kommt daher, daß die Anpassung an den hellen oder dunklen Untergrund durch die Augen und das Zentral-

nervensystem vermittelt wird, wodurch das Hinspielen psycho-physischer Phänomene in den physiologischen und den damit zusammenhängenden morphologischen Farbenwechsel ermöglicht wird. Vom psychologischen Standpunkte aus sind aber Weiß und Schwarz verschiedene Qualitäten.

7. Die herabgesetzte Helligkeit hat nur einen Einfluß auf den Farbenton der gelben Rückenflecke, nicht auf ihre Ausdehnung. Mit Verminderung der Lichtintensität verlieren nämlich die gelben Flecke ihren orangefarbenen Ton und werden zitronengelb.

8. Die Weiterzucht der jungen Salamander, welche ihr Larvenleben in gelben Schalen zugebracht haben, in gelber und feuchter Umgebung hat nicht die Vergrößerung und Verschmelzung der gelben Flecke zu größeren Komplexen zur Folge, sondern es werden im Gegenteil die größeren gelben Komplexe des jungen Salamanders durch Reduktion des Gelb namentlich in der Mitte des Rückens in einer solchen Weise aufgeteilt, daß aus einem unregelmäßigen Farbenkleid ein mehr regelmäßiges entsteht, das die gelben Flecke rechts und links von der schwarzen Mittelpartie in zwei Reihen angeordnet zeigt. Bisweilen kann wohl auch neben der Zunahme des Schwarz in gelber Umgebung an anderen Stellen des Salamanderkörpers eine geringfügige Vermehrung des Gelb stattfinden, doch wäre es verfehlt, dieselbe auf den Einfluß der gelben Umgebung zurückzuführen, wie das folgende Resultat zeigt.

9. Die Weiterzucht der jungen Salamander, die als Larven sich in schwarzen Schalen befanden, in schwarzer und feuchter Umgebung hat zwar auch eine Reduktion des Gelb in der Mitte des Rückens zur Folge, sofern die Tiere nicht von vornherein eine schwarze Mittelpartie aufweisen, aber es kommt in schwarzer Umgebung auch, bisweilen sogar in bedeutendem Maße, eine Vermehrung des Gelb vor, indem getrennte Flecke miteinander verschmelzen und sogar neue entstehen können.

10. Die Weiterzucht der jungen Salamander, welche als Larven in weißen Schalen großgezogen worden waren, in weißer und feuchter Umgebung ergibt ganz dieselben Veränderungen am Farbenkleid wie die Weiterzucht auf gelbem Untergrund.

11. Die Weiterzucht auf Weiß hat in meinen Versuchen im Gegensatz zu den Kammererschen Angaben kein Ausbleichen der gelben Flecke bis zu fast weißer Farbe ergeben.

12. In den Veränderungen des Farbenkleides der heranwachsenden Salamander auf gelbem, weißem oder schwarzem Untergrund offenbart sich der normale Ablauf der Zeichnungsveränderung während des postlarvalen Lebens. In dieser Hinsicht stimme ich ganz mit Megušar und Franz Werner überein.

13. Meine bisherigen Resultate stehen dagegen in einem schroffen Gegensatz zu den Angaben Kammerers.

14. Kammerer darf das Resultat von Šećerov, v. Frisch und mir, daß die Larven, welche in gelber Umgebung aufgezogen sind, im Durchschnitt gelbere junge Salamander liefern als jene Larven, die ihre Verwandlung in schwarzen Schalen durchgemacht haben, nicht als Bestätigung seiner Versuche mit verwandelten Salamandern anführen, da das Material in seinen und unseren Versuchen nicht identisch ist. Die Larven besitzen physiologischen Farbenwechsel, der auf den morphologischen von Einfluß ist, während die verwandelten Salamander den physiologischen Farbenwechsel nicht mehr erkennen lassen.

Heidelberg, den 27. Dezember 1918.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen wurden angefertigt zum kleineren Teil von Frau Prof. Pockels, zum größeren von meinem Privatassistenten, Dr. Josef Spek. Beiden sage ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für ihre Unterstützung.

Fig. **1—3.** Die Tiere stammen aus der von oben beleuchteten Kontrolle zu einem Beleuchtungsversuch von unten mit Heidelberger Material. Versuch begonnen am 10. V. 1915. Die Larven, welche in einem Bache gefischt worden waren, wurden zum Teil in schwarzer Schale (Fig. **1**), zum Teil (Fig. **2** u. **3**) in einem Aquarium mit braunem Schlammboden und Wasserpflanzen großgezogen. Die verwandelten Salamander wurden in schwarzen Papiermachéschalen weitergezüchtet. Die Zeichnungen wurden angefertigt: Fig. **1a** am 3. VII. 1916, Fig. **1b** am 16. VI. 1917, Fig. **1c** am 24. IX. 1918, Fig. **2a** am 4. VII. 1916, Fig. **2b** am 17. VI. 1917, Fig. **2c** am 26. IX. 1918, Fig. **3a** am 4. VII. 1916, Fig. **3b** am 16. VI. 1917 und Fig. **3c** am 26. IX. 1918.

Fig. **4** u. **5.** Die Tiere stammen aus der Kontrolle eines anderen Beleuchtungsversuches von unten, der mit Heidelberger Material am 13. IV. 1916 begonnen wurde. Die Larven, welche von einer Mutter abgesetzt wurden, verbrachten ihr Larvenleben in einer schwarzen Schale. Die verwandelten Salamander wurden auf Schwarz weitergezüchtet. Die Abbildungen wurden angefertigt: Fig. **4a** am 19. VI. 1917, Fig. **4b** am 27. IX. 1918, Fig. **5a** am 4. VII. 1917 und Fig. **5b** am 27. IX. 1918. Die leicht punktierten Stellen an Kopf und Hals des in Fig. **4b** abgebildeten Tieres waren sekundär ausgebleicht. Sie gingen durch einen grünlichen Farbenton in einen hellgelben über.

Fig. **6a** u. **b.** Rücken- und Bauchseite des Muttertieres zum zweiten Versuch mit gelber und schwarzer Umgebung, der am 13. XI. 1916 begonnen wurde. Das Tier stammt aus der Heidelberger Umgebung. Die abgesetzten Larven wurden in eine gelbe und eine schwarze Glaswanne gebracht. Das Farbenkleid der verwandelten Tiere zeigen die Abbildungen Fig. **7a—h** (Gelbtiere) und Fig. **8a—h** (Schwarztiere).

Fig. **7a** wurde angefertigt am 19. III. 1918, Fig. **7b—f** am 20. III. 1918, Fig. **7g** u. **h** am 21. III. 1918, Fig. **8a, b** u. **c** am 21. III. 1918, Fig. **8c, d, f—h** am 22. III. 1918.

Fig. **9a** u. **b.** Rücken- und Bauchseite des Muttertieres zum dritten Versuch mit gelber und schwarzer Umgebung, der ebenfalls am 13. XI. 1916 begonnen wurde. Das Tier stammt aus der Heidelberger Umgebung. Haltung der Larven in gelber und schwarzer Glaswanne und der verwandelten Tiere in gelber Glas- und schwarzer Papiermachéschale, wie bei allen Gelb- und Schwarz-Versuchen. Das Farbenkleid der verwandelten Tiere zeigen die Abbildungen **10a** u. **b** (Gelbtiere) und **11a—c** (Schwarztiere).

Fig. **10a** u. **b** wurden angefertigt am 29. VI. 1917. Das in Fig. **10a** abgebildete Tier starb am 21. IX. 1917. Fig. **11a—c** wurden am 30. VI. 1917 gezeichnet. Die Tiere starben am 26. IX. 1917.

Fig. **12a** u. **b.** Rücken- und Bauchseite des gelben Muttertieres aus Holzminden zum vierten Versuch mit gelber und schwarzer Umgebung, der am 11. XI. 1916 begonnen wurde. Die zuletzt geborenen Larven kamen am 1. XII. in die Versuchsgefäße hinein. Haltung von Larven und verwandelten Tieren wie sonst.

Fig. **13a—e** geben die Gelb-, Fig. **14a—d** die Schwarztiere aus diesem vierten Versuch mit gelber und schwarzer Umgebung wieder. Die Zeichnungen wurden angefertigt: Fig. **13a—c** am 27. VI. 1917, Fig. **13d** am 28. VI. 1917, Fig. **13e** am 2. VIII. 1917, Fig. **14a** u. **b** am 28. VI. 1917 und Fig. **14c** u. **d** am 29. VI. 1917.

Fig. **15a** u. **b.** Rückenseiten der beiden Muttertiere aus der Heidelberger Umgebung für den fünften Versuch mit gelber und schwarzer Umgebung, der am 18. V. 1917 begonnen wurde. Abgesehen von einem gelben und schwarzen kam hier zu Anfang auch noch ein blaues Gefäß zur Verwendung, doch wurde diese blaue Kultur nach Verwandlung der Larven abgebrochen.

Fig. **16a—f** geben junge Salamander aus der Gelb- und Fig. **17a—f** sechs aus der Schwarzkultur des fünften Versuches mit gelber und schwarzer Umgebung wieder. Die Zeichnungen wurden angefertigt: Fig. **16b** am 20. III. 1918, Fig. **16a, c—f** am 23. III. 1918, Fig. **17a—f** am 25. III. 1918.

Fig. **18a u. b.** Rücken- und Bauchseite des Muttertieres aus der Heidelberger Umgebung zum ersten Versuch mit weißer und dunkler Umgebung, der am 5. I. 1917 angesetzt wurde. Zu dem Versuch wurde nicht nur eine weiße und schwarze, sondern auch eine gelbe Schale benutzt. Die verwandelten Tiere wurden ebenfalls auf Gelb, Weiß und Schwarz weiter gezüchtet.

Fig. **19** a_1, a_2, b_1 u. b_2 geben zwei der gelbsten Tiere aus der Gelbkultur,
Fig. **20** a_1, a_2, b_1 u. b_2 ,, ,, ,, ,, ,, ,, ,, Weißkultur und
Fig. **21** a_1, a_2, b_1 u. b_2 ,, ,, ,, ,, ,, ,, ,, Schwarzkultur
von der Rücken- und Bauchseite wieder. Fig. **21** c_1 u. c_2 zeigt eines der dunkelsten Tiere aus der Schwarzkultur. Alle Einzelfiguren von Fig. **19** u. **20** wurden am 27. IX. 1917, alle von Fig. **21** am 28. IX. 1917 angefertigt.

Fig. **22** stellt das Muttertier aus der Heidelberger Umgegend vom zweiten Versuch mit weißer und dunkler Umgebung vor, der am 5. I. 1917 begonnen wurde. Als dunkles Gefäß wurde hier kein schwarzes wie sonst, sondern ein dunkles Tongefäß von graubrauner Farbe für die Großzucht der Larven benutzt. Die aus diesen Larven hervorgehenden jungen Salamander wurden in einem außen braunlackierten Glasgefäß gehalten.

Fig. **23a—e** sind die fünf überlebenden jungen Salamander aus der Weißkultur. Die schmutzigen Stellen an Flanken und Rücken bezeichnen noch nicht ganz ausgefärbte gelbe Flecke, die schmutzigen Stellen an den Gliedmaßen noch nicht ganz ausgefärbte schwarze. Gezeichnet am 27. III. 1918.

Fig. **24a—e** stellen fünf Exemplare aus der braunen Kultur dar. Sie wurden gezeichnet am 28. III. 1918 und zwar Fig. **24a u. b** nach dem Leben und **c—e** nach Spiritusmaterial. Letztere waren am 1. IX. 1917 gestorben.

Die Fig. **25—28** gehören zum dritten Versuch mit weißer und dunkler (hier schwarzer) Umgebung, der am 30. XI. 1917 begonnen wurde.

Fig. **25a u. b.** Rücken- und Bauchseite des Muttertieres aus Holzminden.

Fig. **26.** Je sechs Larven aus der weißen und schwarzen Schale, photographiert am 9. VI. 1918, betäubt mit Azetonchloroform. Die hellen Larven waren zum Teil schon sehr schön gelb gefärbt, während bei den Larven aus der schwarzen Schale nur hier und da das Gelb unter dem Schwarz hervorschaute.

Fig. **27a—f** repräsentieren sechs Tiere aus der Weißkultur und zwar drei helle mit wenig Schwarz in der Mitte des Rückens und drei dunklere mit mehr Schwarz in dieser Region. Fig. **27a, c, d, e** gezeichnet am 13. IX. 1918 und Fig. **27b u. f** am 29. IX. 1918.

Fig. **28a—f** stellen sechs Tiere aus der zugehörigen Schwarzkultur dar und zwar wieder drei helle mit wenig und drei dunkle mit viel Schwarz in der Rückenmitte. Fig. **28c** gezeichnet am 13. IX. 1918, die übrigen am 30. IX. 1918.

Die Fig. **29—32** beziehen sich auf den vierten Versuch mit weißer und dunkler (hier auch schwarzer) Umgebung, der am 1. XII. 1917 begonnen wurde.

Fig. **29a u. b.** Rücken- und Bauchseite des Muttertieres aus Holzminden.

Fig. **30a—e** geben die fünf überlebenden Tiere aus der Weißkultur wieder. Gezeichnet am 28. VII. 1918.

Fig. **31a—h** repräsentieren die acht überlebenden Tiere aus der Schwarzkultur. Am 31. VII. 1918 wurden gezeichnet Fig. **31a, b, c, f,** am 4. VIII. 1918, Fig. 31**d u. g,** am 7. VIII. 1918, Fig. **31h** und am 12. VIII. 1918, Fig. **31e.**

Die Fig. **32—34** beziehen sich auf den fünften Versuch mit weißer und dunkler (schwarzer) Umgebung, der am 24. I. 1918 begonnen wurde.

Fig. **32a u. b** stellen Rücken- und Bauchseite des Muttertieres aus Holzminden nach dem Spiritusexemplar dar.

Fig. **33a—g** stellen die sieben überlebenden Exemplare aus der Weißkultur dar. Am 9. IX. 1918 wurden gezeichnet Fig. **33a—d,** am 10. IX. 1918 Fig. **34e** und am 28. IX. Fig. **33f u. g.**

Fig. **34a—g** geben die vier hellsten und die drei dunkelsten Tiere aus der Schwarzkultur wieder. Fig. **34a—c,** gezeichnet am 12. IX. 1918, Fig. **34d** am 28. IX. und Fig. **e—g** am 29. IX. 1918.

Fig. **35** zeigt ein Tier aus der Gelbkultur des ersten Versuches mit gelber und schwarzer Umgebung, der am 25. VI. 1916 mit gemischtem Material angesetzt worden war. Photographiert am 6. VI. 1918. Man sieht vorn am Rumpf und hinten am Schwanz die Auflösung der gelben Querbinden in der Mitte des Rückens.

Fig. **36** u. **37.** beziehen sich auf die Weiterzucht des zweiten Versuches mit gelber und schwarzer Umgebung.

Fig. **36a**	entspricht	Fig. **7a**.	Am	13. VI. 1918	photographiert.
Fig. **36c**	,,	Fig. **7c**.	,,	13. VI. 1918	,,
Fig. **36d**	,,	Fig. **7d**.	,,	11. VII. 1918	,,
Fig. **36e**	,,	Fig. **7e**.	,,	13. VI. 1918	,,
Fig. **36h**	,,	Fig. **7h**.	,,	13. VI. 1918	,,
Fig. **37b**	,,	Fig. **8b**.	,,	11. VII. 1918	,,
Fig. **37c**	,,	Fig. **8c**.	,,	11. VII. 1918	,,
Fig. **37f**	,,	Fig. **8f**.	,,	11. VII. 1918	,,
Fig. **37g**	,,	Fig. **8g**.	,,	31. VII. 1918	,,

Fig. **38** repräsentiert das in Fig. **10b** abgebildete Individuum des dritten Versuches mit gelber und schwarzer Umgebung am 31. VII. 1918.

Fig. **39** u. **40** beziehen sich auf die Weiterzucht des vierten Versuches mit gelber und schwarzer Umgebung.

Fig. **39a**	entspricht	Fig. **13a**.	Gezeichnet	am	27. IX. 1918.
Fig. **39e**	,,	Fig. **13e**.	,,	,,	27. IX. 1918.
Fig. **40a**	,,	Fig. **14a**.	,,	,,	28. IX. 1918.
Fig. **40b**	,,	Fig. **14b**.	,,	,,	28. IX. 1918.
Fig. **40c**	,,	Fig. **14c**.	,,	,,	28. IX. 1918.
Fig. **40d**	,,	Fig. **14d**.	,,	,,	28. IX. 1918.

Fig. **41** u. **42** beziehen sich auf die postlarvale Veränderung des Farbenkleides in weißer Umgebung.

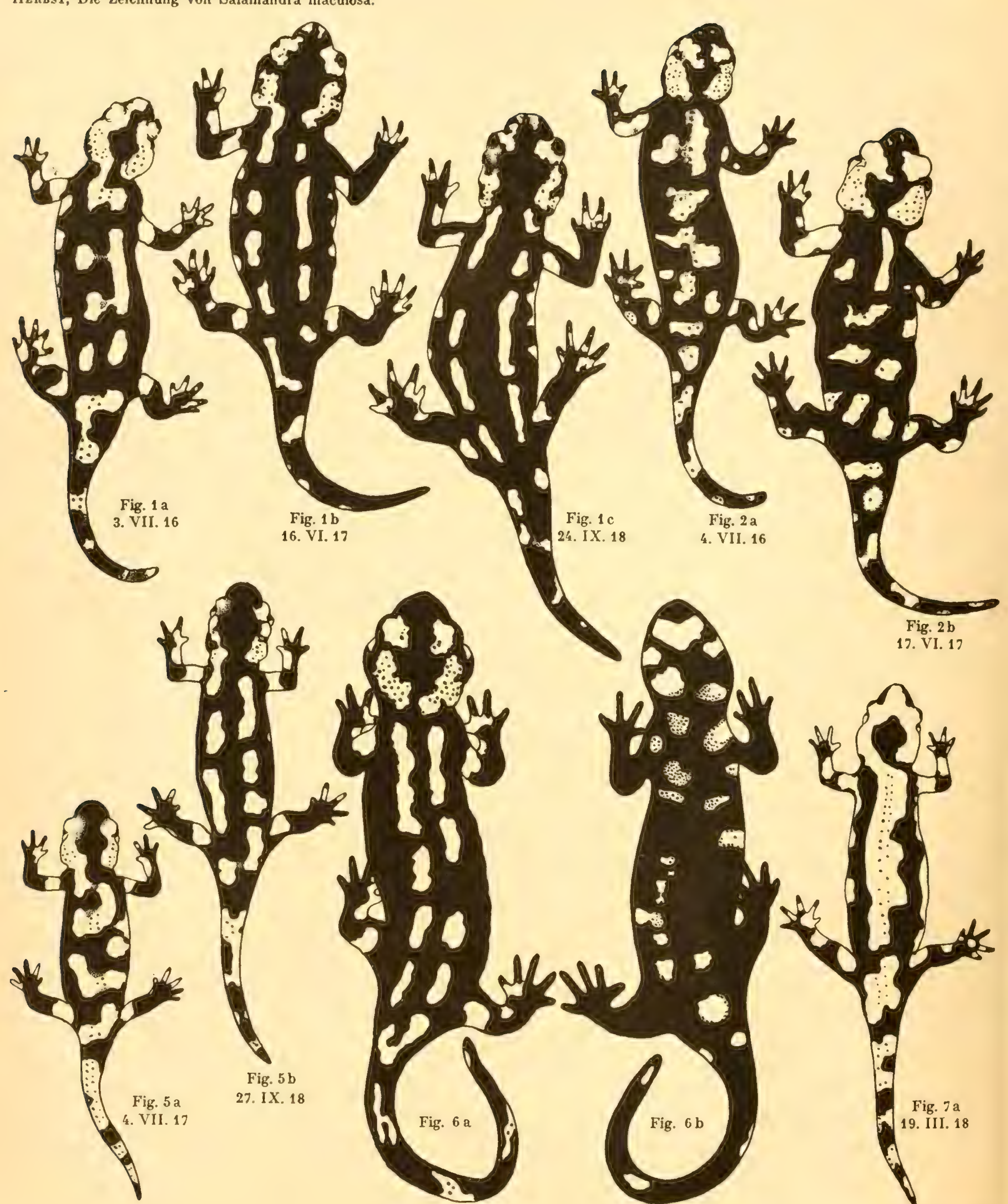
Fig. **41a** u. **b** stammen von einem Tier aus der warmgehaltenen Weißkultur des ersten Wärmeversuches, der am 17. I. 1917 begonnen wurde. Fig. **41a** wurde am 19. VII. 1917, Fig. **41b** am 24. XI. 1918 gezeichnet.

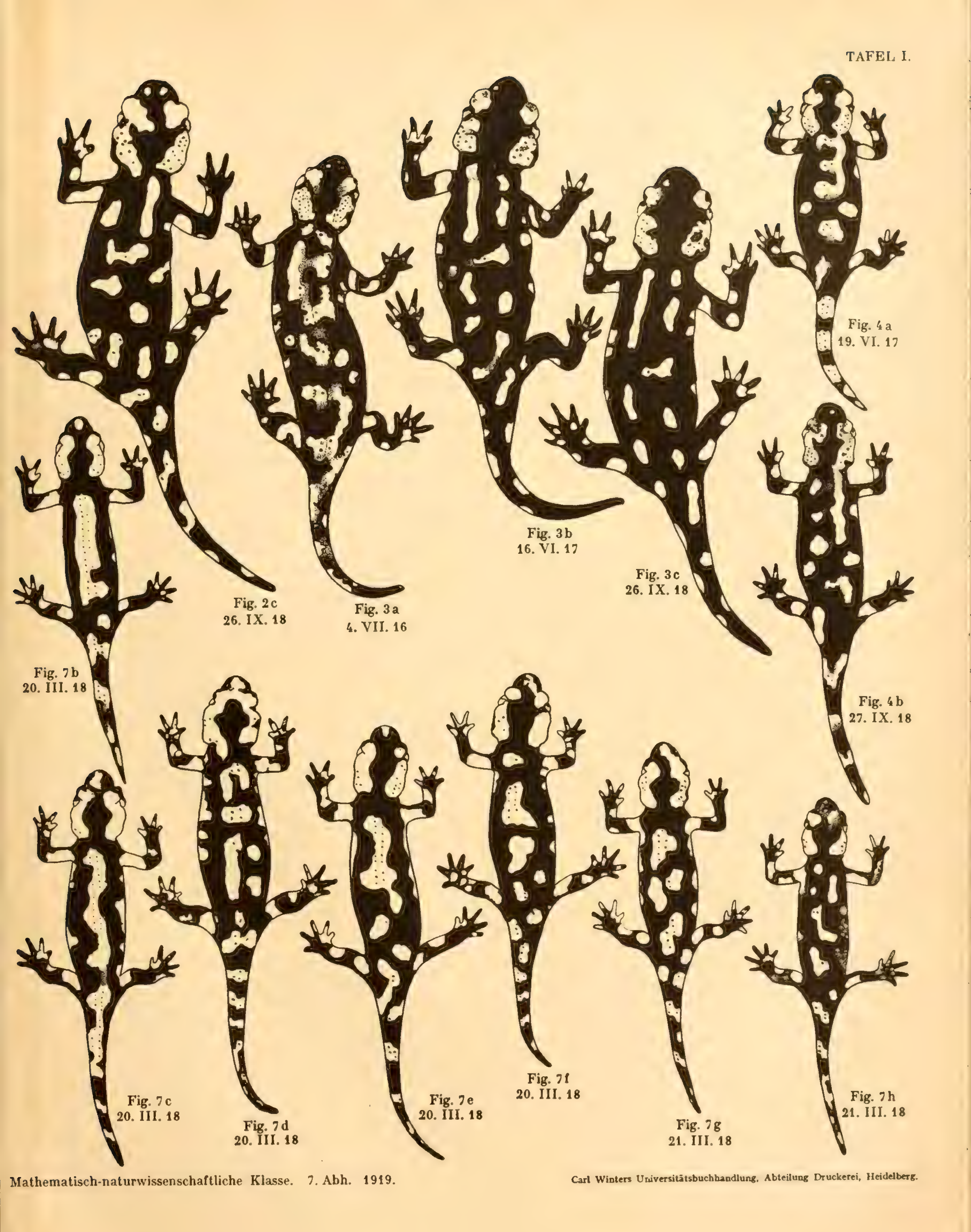
Fig. **42a** u. **b** stammen von einem Tier aus der warmgehaltenen Weißkultur des dritten Wärmeversuches, der am 8. II. 1917 angesetzt wurde. Fig. **42a** wurde am 25. IX. 1917 und Fig. **42b** am 25. XI. 1918 gezeichnet.

Fig. **43** u. **44** zeigen die Entstehung neuer gelber Flecke in schwarzer Umgebung.

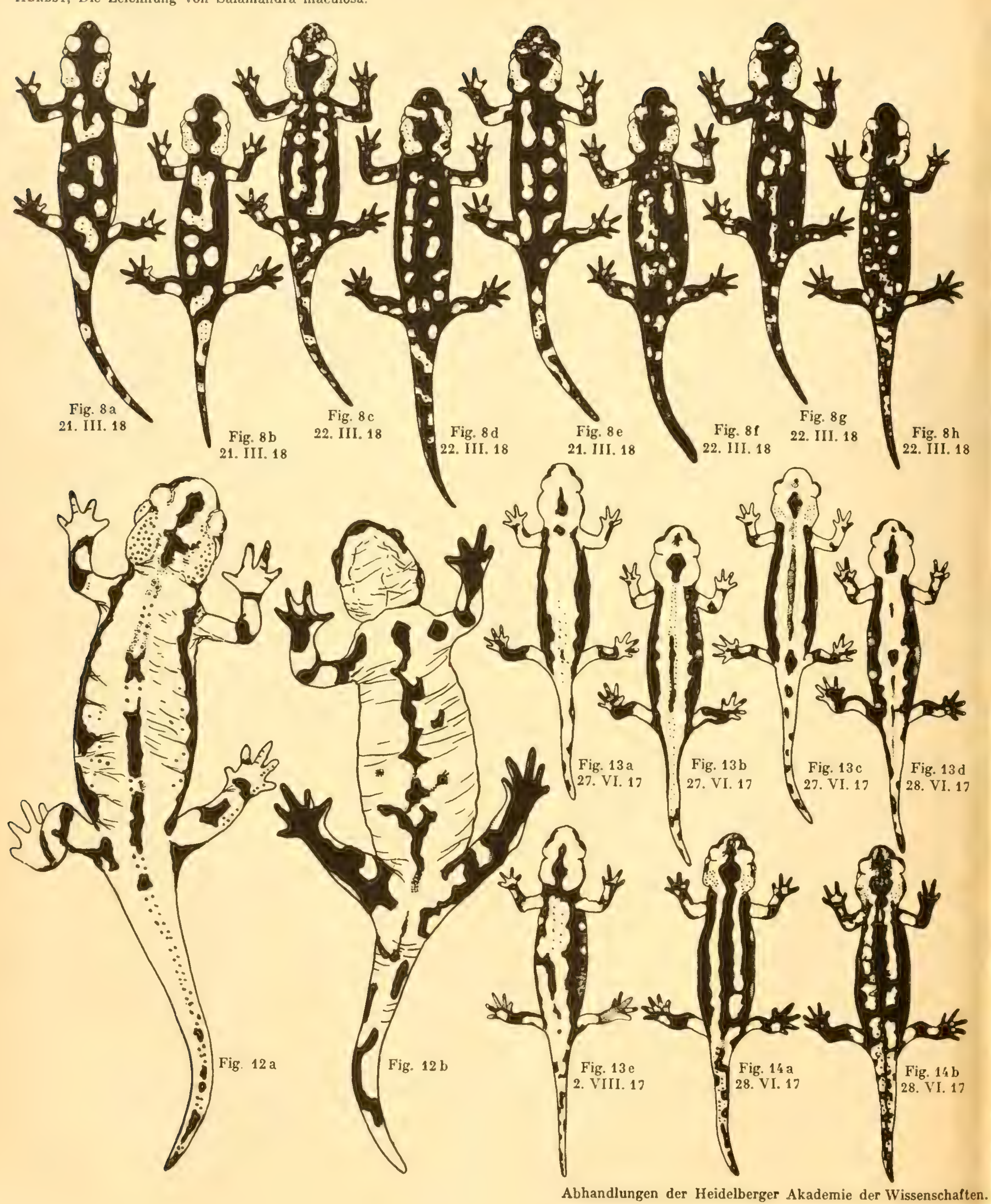
Fig. **43a—c** stammen von einem Tier aus einem Versuch mit schwarzer Umgebung, der am 10. V. 1915 angesetzt worden war. Fig. **43a** wurde gezeichnet am 4. VII. 1916, Fig. **43b** am 17. VI. 1917 und Fig. **43c** am 26. IX. 1918.

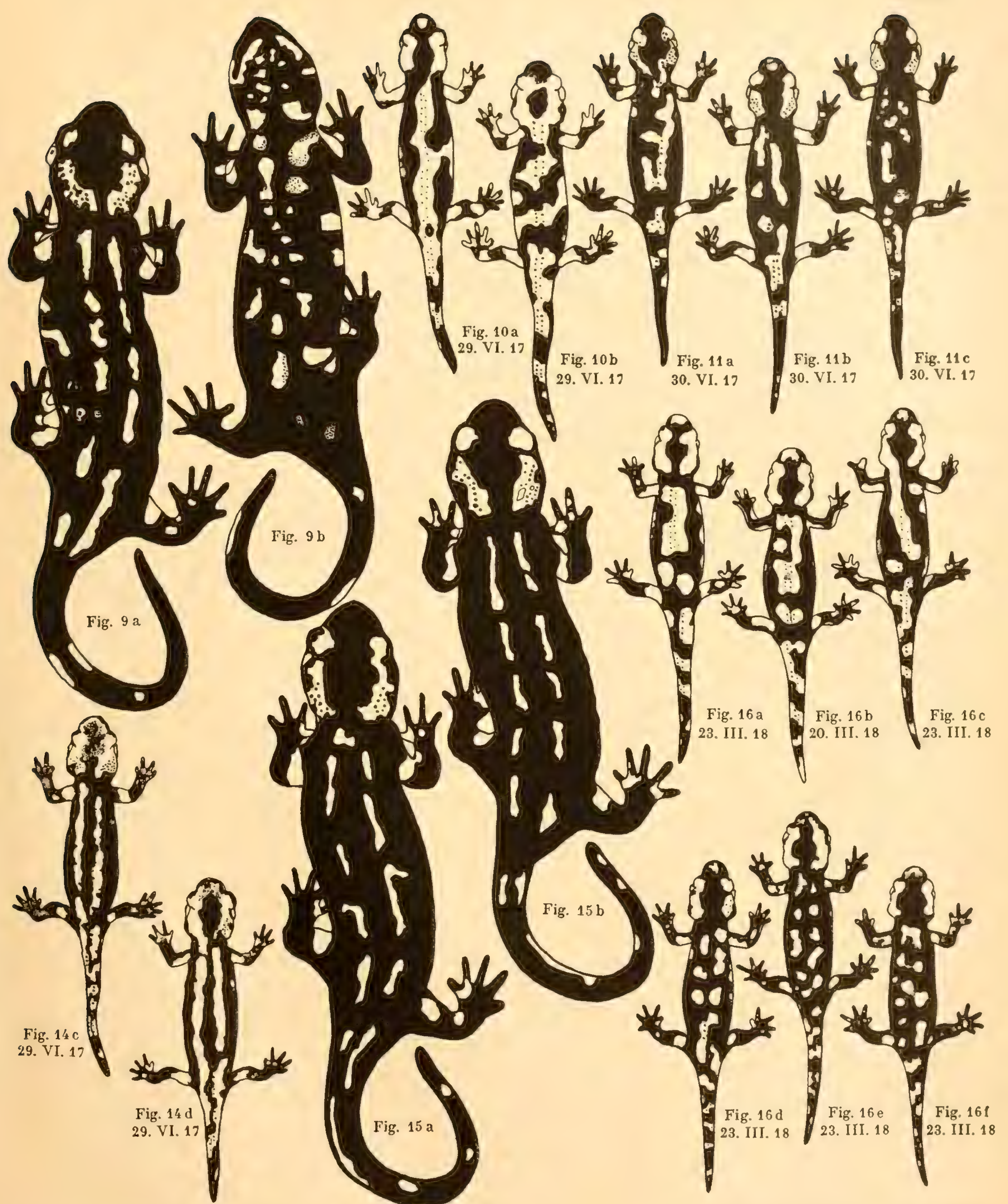
Fig. **44** stammt aus der von oben beleuchteten Kontrolle auf schwarzem Untergrund zu einem von oben verdeckten und von unten beleuchteten Versuch, der vom 31. X.—6. XI. 1916 angesetzt wurde. 6. VIII. 1918 photographiert. Die kleineren matten Flecke sehen im Leben ölgrün aus und sind im Entstehen begriffene neue gelbe Flecke.


Fig. 1 a
3. VII. 16
Fig. 1 b
16. VI. 17
Fig. 1 c
24. IX. 18
Fig. 2 a
4. VII. 16
Fig. 2 b
17. VI. 17
Fig. 5 a
4. VII. 17
Fig. 5 b
27. IX. 18
Fig. 6 a
Fig. 6 b
Fig. 7 a
19. III. 18



Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Abteilung Druckerei, Heidelberg.


Fig. 8a
21. III. 18
Fig. 8b
21. III. 18
Fig. 8c
22. III. 18
Fig. 8d
22. III. 18
Fig. 8e
21. III. 18
Fig. 8f
22. III. 18
Fig. 8g
22. III. 18
Fig. 8h
22. III. 18
Fig. 12a
Fig. 12b
Fig. 13a
27. VI. 17
Fig. 13b
27. VI. 17
Fig. 13c
27. VI. 17
Fig. 13d
28. VI. 17
Fig. 13e
2. VIII. 17
Fig. 14a
28. VI. 17
Fig. 14b
28. VI. 17



Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Abteilung Druckerei, Heidelberg.

Fig. 17 a
25. III. 18

Fig. 17 b
25. III. 18

Fig. 17 c
25. III. 18

Fig. 17 d
25. III. 18

Fig. 17 e
25. III. 18

Fig. 17 f
25. III. 18

Fig. 18 a

Fig. 21 a_1
28. IX. 17

Fig. 21 a_2
28. IX. 17

Fig. 21 b_1
28. IX. 17

Fig. 21 b_2
28. IX. 17

Fig. 21 c_1
28. IX. 17

Fig. 21 c_2
28. IX. 17

Fig. 22

Fig. 23 a
27. III. 18

Fig. 24 d
28. III. 18

Fig. 24 e
28. III. 18

Fig. 25 a
6. VI. 18

Fig. 25 b
6. VI. 18

Fig. $19a_2$ 27. IX. 17

Fig. $19b_2$ 27. IX. 17

Fig. $20a_2$ 27. IX. 17

Fig. $20b_2$ 27. IX. 17

Fig. $19a_1$ 27. IX. 17

Fig. $19b_1$ 27. IX. 17

Fig. $20a_1$ 27. IX. 17

Fig. $20b_1$ 27. IX. 17

Fig. 18 b

Fig. 26 9. VI. 18

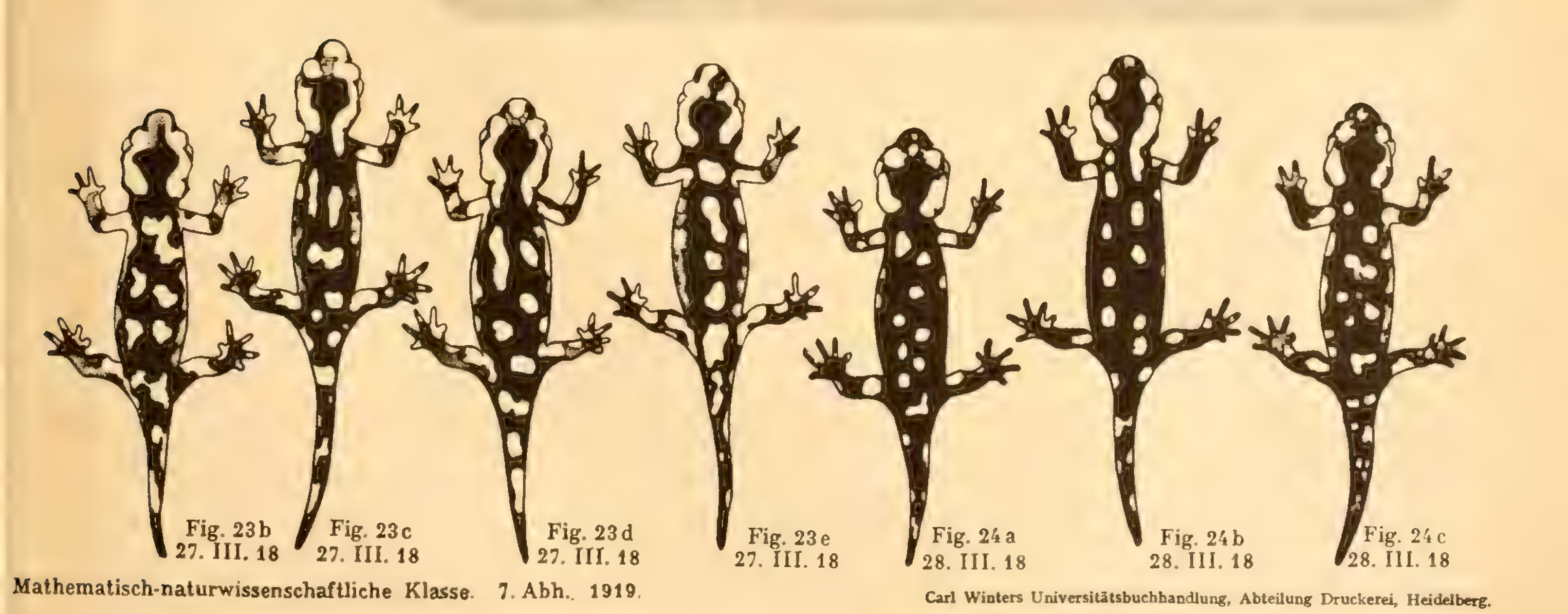


Fig. 23 b 27. III. 18

Fig. 23 c 27. III. 18

Fig. 23 d 27. III. 18

Fig. 23 e 27. III. 18

Fig. 24 a 28. III. 18

Fig. 24 b 28. III. 18

Fig. 24 c 28. III. 18

Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Abteilung Druckerei, Heidelberg.

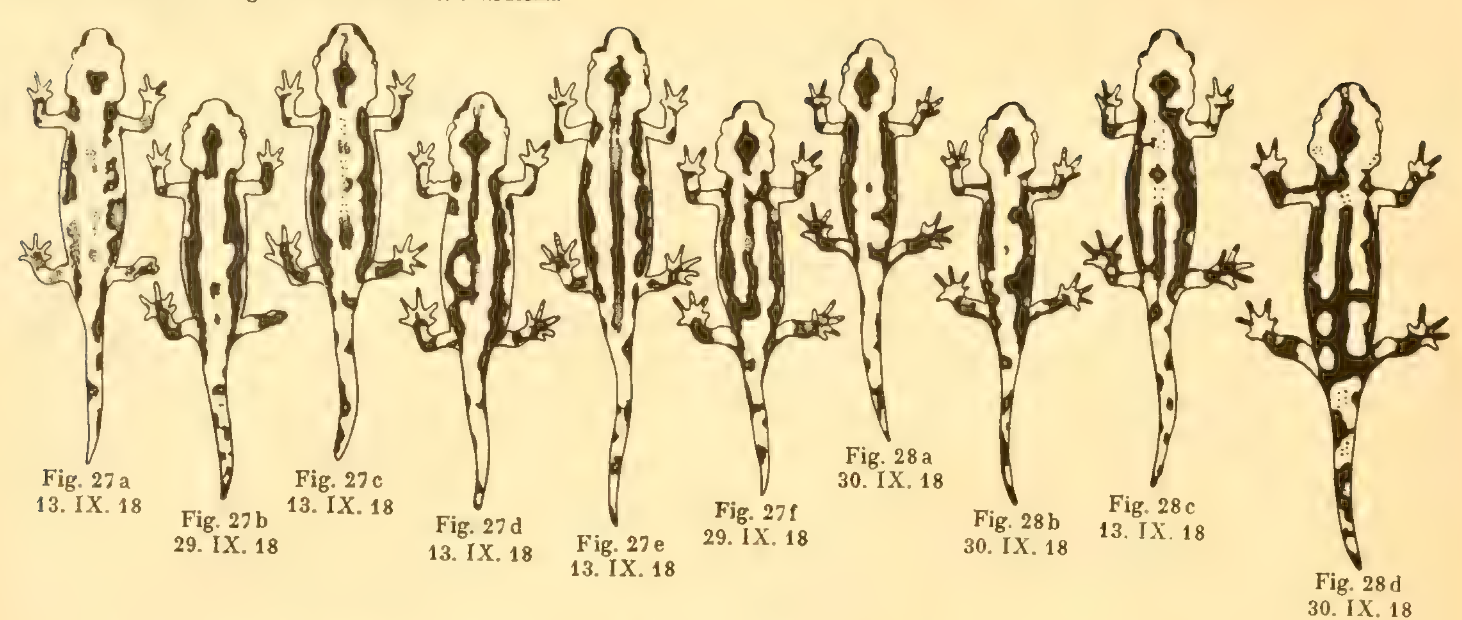


Fig. 27a 13. IX. 18
Fig. 27b 29. IX. 18
Fig. 27c 13. IX. 18
Fig. 27d 13. IX. 18
Fig. 27e 13. IX. 18
Fig. 27f 29. IX. 18
Fig. 28a 30. IX. 18
Fig. 28b 30. IX. 18
Fig. 28c 13. IX. 18
Fig. 28d 30. IX. 18

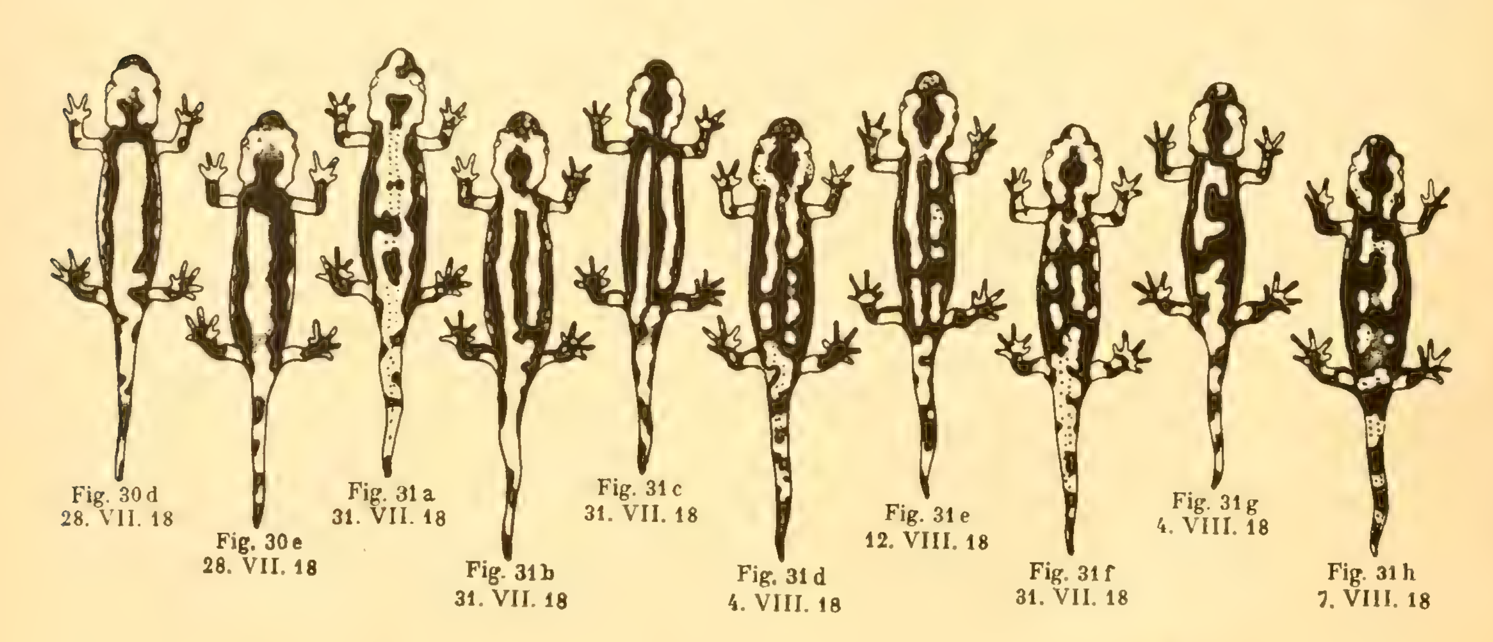


Fig. 30d 28. VII. 18
Fig. 30e 28. VII. 18
Fig. 31a 31. VII. 18
Fig. 31b 31. VII. 18
Fig. 31c 31. VII. 18
Fig. 31d 4. VIII. 18
Fig. 31e 12. VIII. 18
Fig. 31f 31. VII. 18
Fig. 31g 4. VIII. 18
Fig. 31h 7. VIII. 18

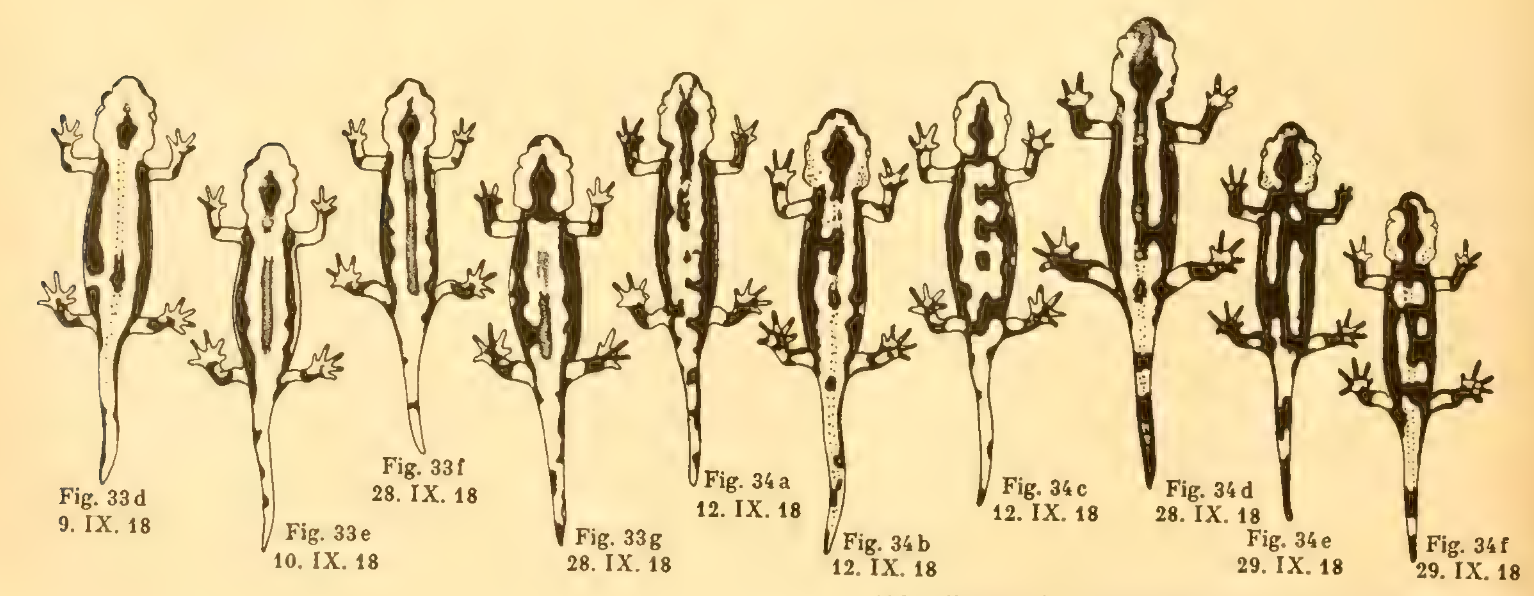
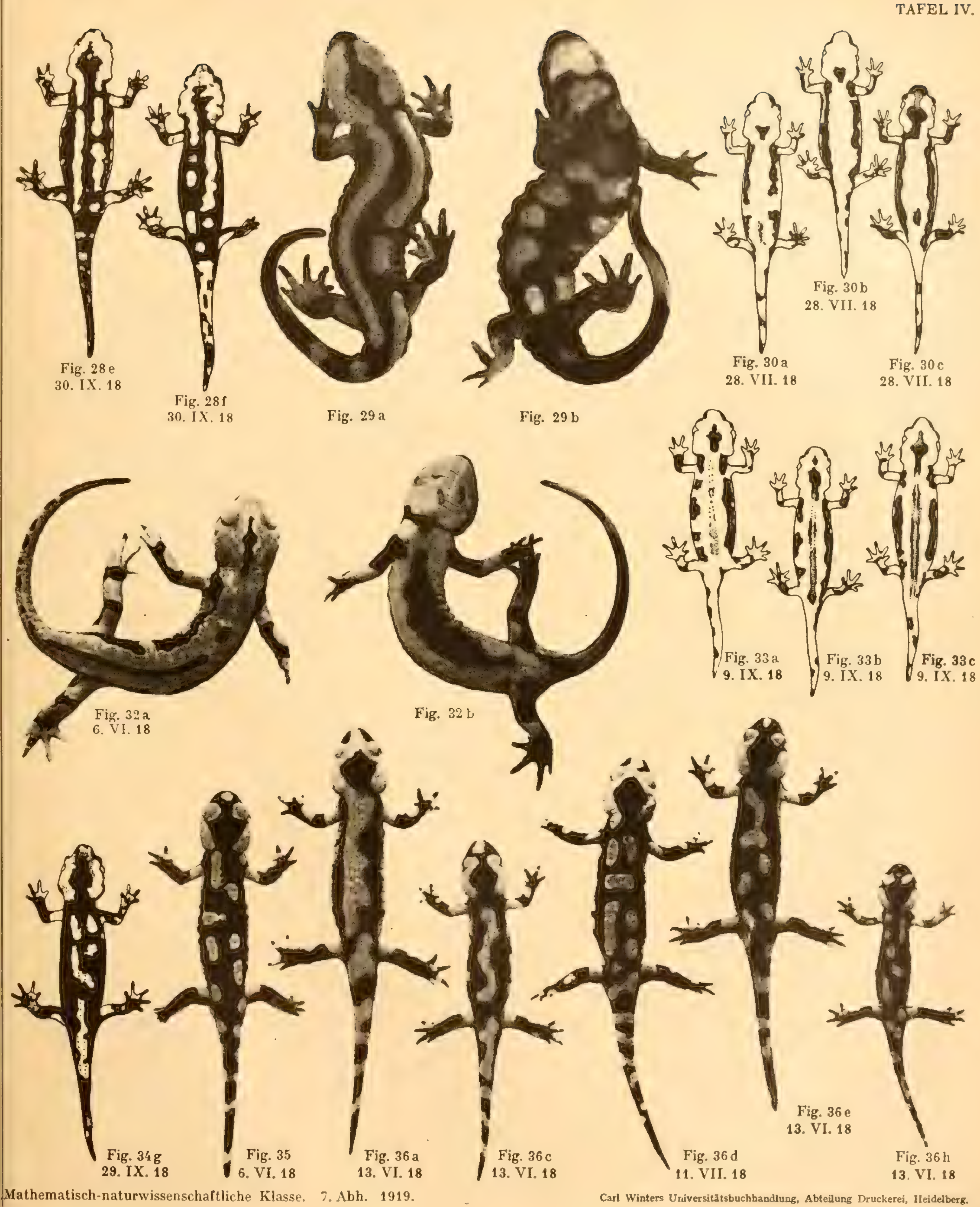


Fig. 33d 9. IX. 18
Fig. 33e 10. IX. 18
Fig. 33f 28. IX. 18
Fig. 33g 28. IX. 18
Fig. 34a 12. IX. 18
Fig. 34b 12. IX. 18
Fig. 34c 12. IX. 18
Fig. 34d 28. IX. 18
Fig. 34e 29. IX. 18
Fig. 34f 29. IX. 18



Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Abteilung Druckerei, Heidelberg.

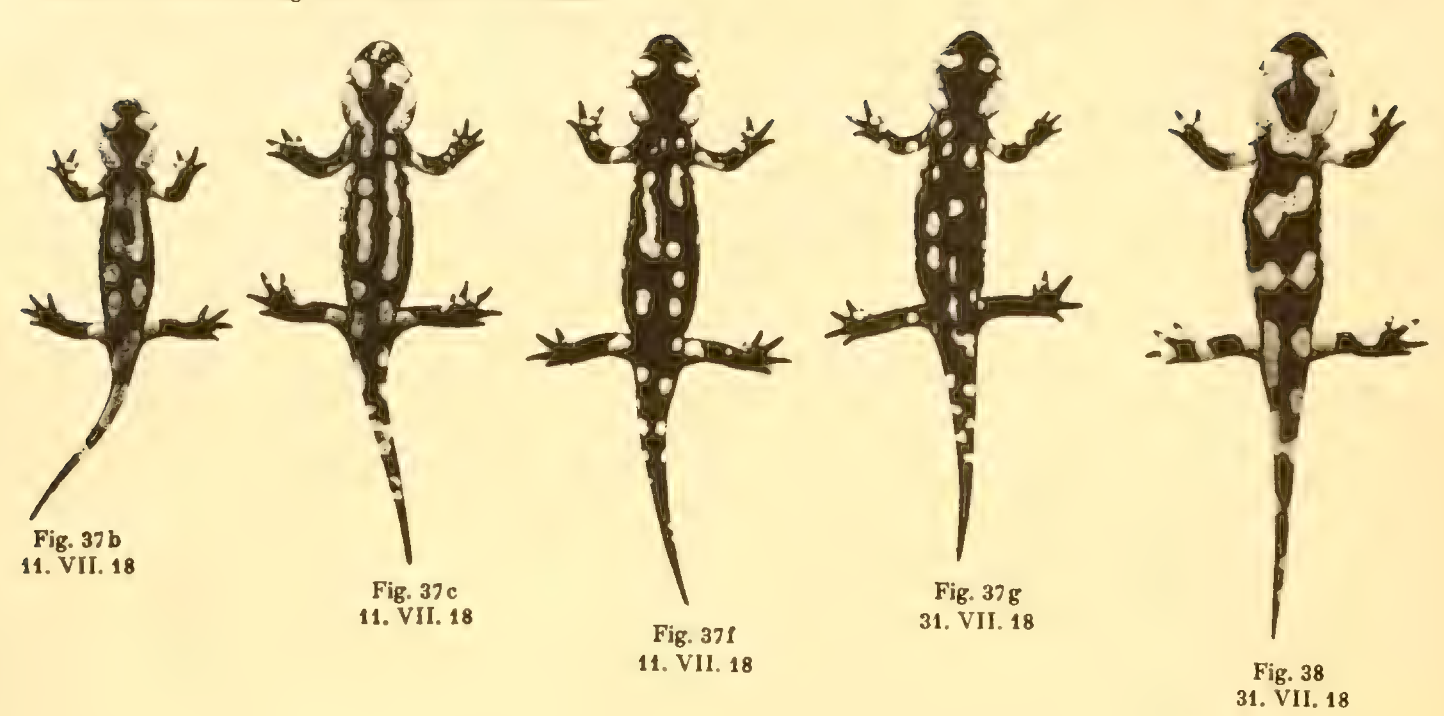


Fig. 37 b
11. VII. 18

Fig. 37 c
11. VII. 18

Fig. 37 f
11. VII. 18

Fig. 37 g
31. VII. 18

Fig. 38
31. VII. 18

Fig. 41 a
19. VII. 17

Fig. 41 b
24. XI. 18

Fig. 42 a
25. IX. 17

Fig. 42 b
25. XI. 18

Fig. 39a
27. IX. 18

Fig. 39e
27. IX. 18

Fig. 40a
28. IX. 18

Fig. 40b
28. IX. 18

Fig. 40c
28. IX. 18

Fig. 40d
28. IX. 18

Fig. 43a
4. VII. 16

Fig. 43b
17. VI. 17

Fig. 43c
26. IX. 18

Fig. 44
6. VIII. 18

Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Abteilung Druckerei, Heidelberg.

Abhandlungen
der Heidelberger Akademie der Wissenschaften
Stiftung Heinrich Lanz
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse
7. Abhandlung

Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere.

I. Der Einfluß gelber, weißer und schwarzer Umgebung auf die Zeichnung von Salamandra maculosa

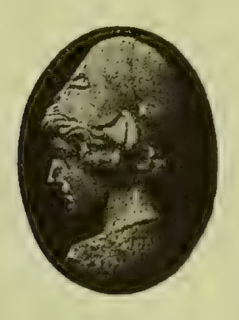
von

KURT HERBST
auswärtigem Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Biologie

Mit 5 Tafeln

Eingegangen am 11. Januar 1919

Vorgelegt von O. BÜTSCHLI



Heidelberg 1919
Carl Winters Universitätsbuchhandlung

Verlags-Nr. 1464.

Veröffentlichungen der Heidelberger Akademie der Wissenschaften

(Stiftung Heinrich Lanz)

Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse.

A. Abhandlungen.

1. 1910. Wasielewski, Th. v., und L. Hirschfeld. Untersuchungen über Kulturamöben. Mit 4 Tafeln. 4.— M.
2. 1913. Osann, A. Petrochemische Untersuchungen. I. Teil. Mit 8 Tafeln. 10.— M.
3. 1914. Klebs, Georg. Über das Treiben der einheimischen Bäume speziell der Buche. Mit 20 Textfiguren. 7.50 M.
4. 1918. Petersen, Hans. Bänderkinematik. Versuch einer Theorie der Bandverbände. Mit einem Atlas von 37 Tafeln. 8.— M.
5. 1918. Lenard, P. Quantitatives über Kathodenstrahlen aller Geschwindigkeiten. Mit 7 Kurventafeln und 4 Textabbildungen. 16.— M.
6. 1918. Wülfing, E. A. Ein neues Polarisationsmikroskop. Mit 2 Tafeln und 32 Textfiguren. 7.— M.

B. Sitzungsberichte.

Biologische Wissenschaften.

Bd. I. Jahrg.	1909/10	vollst.	30,15 M.	Bd. IV. Jahrg.	1913	vollst.	8,30 M.	Bd. VII. Jahrg.	1916	vollst.	9,50 M.
,, II. ,,	1911	,,	13,45 ,,	,, V. ,,	1914	,,	4,15 ,,	,, VIII. ,,	1917	,,	14,50 ,,
,, III. ,,	1912	,,	5,20 ,,	,, VI. ,,	1915	,,	1,50 ,,	,, IX. ,,	1918	,,	5,10 ,,

Arnold, Julius. Über feinere Strukturen und die Anordnung des Glykogens in den Muskelfaserarten des Warmblüterherzens. (1909. 1.) 2,— M.
— Über Nierenstruktur und Nierenglykogen. Mit einer Tafel. (1910. 10.) 1,20 M.
— Über die Resorption ,,vitaler" Farbstoffe im Magen und Darmkanal. Mit 1 Tafel. (1911. 14.) 1,— M.

Best, Franz, und O. Cohnheim. Zur Physiologie und Pathologie der Magenverdauung. (1910. 23.) —,50 M.

Buddenbrock, W. v. Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten. Mit 9 Textfiguren. (1911. 28.) —,80 M.
— Über das Vorhandensein des Lichtrückenreflexes bei Insekten sowie bei dem Krebse Branchipus grubei. Mit 1 Textabbildung. (1915. B. 1.) —,50 M.
— Einige Bemerkungen über den Lichtsinn der Pulmonaten. Mit 4 Textabbildungen. (1916. B. 1.) —,90 M.
— Die Lichtkompaßbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen. Mit 8 Abbildungen. (1917. B. 1.) 1,— M.
— Die vermutliche Lösung der Halterenfrage. (1918. B. 3.) —,50 M.

Bütschli, O. Bemerkungen zur mechanischen Erklärung der Gastrula-Invagination. Mit 3 Textabbildungen. (1915. B. 2.) —,50 M.
— Notiz zu meiner Erklärung der Quellung. (1917. B. 4.) —,50 M.

Caan, Albert. Über Radioaktivität menschlicher Organe. Mit 5 Abildungen und 1 Tafel. (1911. 5.) 1,50 M.

Cohnheim, Otto. Zur Frage der Eiweißresorption III. (1911. 30.) —,40 M.
— Über den Gaswechsel von Tieren mit glatter und quergestreifter Muskulatur. (1911. 31.) —,70 M.
— Zur Physiologie der Nierensekretion. I. Mitteilung. (1912. B. 7.) —,60 M.
— Zur Physiologie der Nierensekretion. II. Mitteilung. (1913. B. 6.) —,75 M.
— und Ph. Klee. Zur Physiologie des Pankreas. (1912. B. 3.) —,90 M.
— und Georg Modrakowski. Zur Wirkung von Morphium und Opiumpräparaten (Pantopon) auf den Verdauungskanal. (1911. 6.) —,75 M.
— und Dimitri Pletnew. Über den Gaswechsel der glatten Muskeln. (1910. 22.) —,70 M.
— und J. von Uexküll. Die Dauerkontraktion der glatten Muskeln. (1911. 32.) —,40 M.

Deecke, W. Paläobiologische Studien. (1916. B. 2.) 1,15 M.
— Über Färbungsspuren an fossilen Molluskenschalen. (1917. B. 6.) —,60 M.

Dorner, Alfred. Über Verteilungsgleichgewichte einiger indifferenter Narkotika. Mit 2 Textabbildungen. (1914. B. 1.) —,50 M.

Erb, Wilhelm. Die beginnende Klärung unserer Anschauungen über den Begriff der Metasyphilis des Nervensystems. (1913. B. 4.) 1,— M.

Ernst, Paul. Julius Arnold in seinen Arbeiten. (1916. B. 5.) 1,— M.

ESCHER, HEINR. H. Über den Farbstoff des Corpus luteum. (1912. B. 8.) —,60 M.

GERWERZHAGEN, AD. Untersuchungen an Bryozoen. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 6 Textfiguren. (1913. B. 9.) —,60 M.

— Zur Organisation der Heteropoden. (Über Gefäßsystem, Leibeshöhle und Niere der Pterotracheen.) Mit 8 Textabbildungen. (1914. B. 6.) —,75 M.

HALLER, B. Über den Großhirnmantel des Känguruh (Makropus rufus), eine Erklärung für das Fehlen des Balkens. Mit 2 Tafeln und 9 Textfiguren. (1911. 15.) 1,80 M.

— Über das Zentralnervensystem des Skorpions und der Spinne. (1912. B. 5.) —,25 M.

— Die Intelligenzsphären (Globuli) des Molluskengehirns. (1913. B. 1.) —,25 M.

HAMBURGER, CLARA. Studien über Euglena Ehrenbergii, insbesondere über die Körperhülle. Mit 1 Tafel. (1911. 4.) 1,— M.

HERBST, CURT. Vererbungsstudien. VIII. Die Bastardierung von Eiern mit ruhenden Riesenkernen. IX. Der Einfluß der Behandlung der Geschlechtsprodukte mit Ammoniak auf ihre Fähigkeit, die elterlichen Eigenschaften zu übertragen. (1913. B. 8.) 1,— M.

KLEBS, GEORG. Über die Nachkommen künstlich veränderten Blüten von Sempervivum. Mit einer farbigen Tafel. (1909 5.) 1,50 M.

— Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. (1911. 23.) 2,80 M.

— Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Eine theoretische Betrachtung. (1913. B. 5.) 1,60 M.

— Zur Entwickelungs-Physiologie der Farnprothallien. I. Mit 11 Textabbildungen. (1916. B. 4.) 2,75 M.

— — II. (1917. B. 3.) 4,50 M.

— — III. (1917. B. 7.) 3,50 M.

KOSSEL, A. Über eine neue Base aus dem Tierkörper. (1910. 11.) —,40 M.

— Weitere Mitteilungen über die Proteine der Fischspermien. (1913 B. 7.) —,50 M.

— und S. EDLBACHER. Beiträge zur chemischen Kenntnis der Echinodermen. (1915. B. 3.) —,50 M.

— und F. WEISS. Ein Beitrag zur Kenntnis der einfachsten Proteine. (1912. B. 2.) —,50 M.

KÜHN, ALFRED, und W. VON SCHUCKMANN. Über den Bau und die Teilungserscheinungen von Trypanosoma brucei (Plimmer und Bradford). Mit 1 Tafel. (1911. 11.) —,80 M.

LAUTERBORN, ROBERT. Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms. I. (1916. B. 6.) 2,10 M.

— — II. (1917. B. 5.) 2,40 M.

— — III. (1918. B. 1.) 3,60 M.

LEBER, TH. Über die Beteiligung der Chemotaxis bei pathologischen Vorgängen. (1914. B. 3.) —,75 M.

LIESKE, RUDOLF. Untersuchungen über die Physiologie denitrifizierender Schwefelbakterien. (1912. B. 6.) 1,— M.

— Serologische Studien mit einzelligen Grünalgen. Mit 4 Textabbildungen. (1916. B. 3.) 1,60 M.

MERTON, HUGO. Quer- und spiralgestreifte Muskelfasern bei Pulmonaten. Mit 10 Textabbildungen. (1918. B. 2.) 1,— M.

MEYERHOF, OTTO. Über den Energiewechsel von Bakterien. Mit 3 Kurven. (1912. B. 1.) —,70 M.

MORO, E. Über den Einfluß der Molke auf das Darmepithel. (1914. B. 5.) —,50 M.

NISSL, FR. Zur Lehre der Lokalisation in der Großhirnrinde des Kaninchens I. (1911. 38.) 2,40 M.

RAMSAUER, C., u. H. HOLTHUSEN. Über die Aufnahme der Radium-Emanation durch das Blut. (1913. B. 2.) 1,20 M.

RANKE, O. Neue Kenntnisse und Anschauungen von dem mesenchymalen Synzytium und seinen Differenzierungsprodukten unter normalen und pathologischen Bedingungen, gewonnen mittels der Tanninsilbermethode von N. Achúcarro. Mit 19 Figuren auf 10 Tafeln. (1913. B. 3.) 1,40 M.

— Zur Theorie mesenchymaler Differenzierungs- und Imprägnationsvorgänge unter normalen und pathologischen Bedingungen (mit besonderer Berücksichtigung der Blutgefäßwand). Mit 7 Textabbildungen. (1914. B. 2.) —,75 M.

SCHRÖDER, O. Eine neue Mesozoenart (Buddenbrockia plumatellae n. g. n. sp.) aus Plumatella repens L. und Pl. fungosa Pall. Mit 15 Figuren. (1910. 6.) —,40 M.

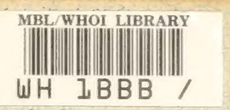
WARBURG, OTTO. Über die Rolle des Eisens in der Atmung des Seeigeleis nebst Bemerkungen über einige durch Eisen beschleunigte Oxydationen. Mit 7 Textabbildungen. (1914. B. 4.) —,90 M.

WEIZSÄCKER, Frhr. V. v. Über die Energetik der Muskeln und insbesondere des Herzmuskels sowie ihre Beziehung zur Pathologie des Herzens. Mit 4 Abbildungen. (1917. B. 2.) 2,— M.

WURM, ADOLF. Das Rhinoceros der Sande von Mauer bei Heidelberg. (1912. B. 4.) —,25 M.

— Über eine Steppenfauna von Mauer a. d. Elsenz. (1912. B. 9.) —,40 M.

Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Abt. Druckerei. Heidelberg.


MBL/WHOI LIBRARY
WH 1BBB /

